ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 65

5

МАЙ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор Г. А. Смирнова
Корректоры

Сдано в набор 08.02.80. Подписано к печ
Гарнитура обыкновенная. Печать вы
Уч.-изд. л.

Издательство
199164, Ленинг
«Ботанич

Ордена Трудового Красного З
199034,

УДК 581.16 : 582.952.6

Э. С. Терехин, Г. М. Анисимова

ВЕГЕТАТИВНОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ ЗАРАЗИХОВЫХ *(OROBANCHACEAE)*

E. S. TERYOKHIN, G. M. ANISIMOVA. VEGETATIVE REGENERATION AND REPRODUCTION IN THE *OROBANCHACEAE*

На основании полевых наблюдений и изучения гербарного материала приводятся данные о вегетативном возобновлении и размножении представителей 13 из 16 родов заразиховых. Авторы приходят к заключению, что все изученные представители сем. *Orobanchaceae* являются многолетними травами, ежегодное вегетативное возобновление и размножение которых обеспечивается специализированными перезимовывающими органами. Для заразиховых характерны две основные системы вегетативного возобновления и размножения: вторично-гаусториальная, с однолетним существованием клубенька и развитой системой вторичных гаусториеобразующих органов, обеспечивающих как функцию вегетативного возобновления, так и функцию вегетативного размножения, и клубеньковая, с многолетним существованием клубенька, обеспечивающего функцию вегетативного возобновления, при большей или меньшей редукции функции вегетативного размножения. Клубеньковая система вегетативного возобновления и размножения заразиховых является эволюционно вторичной.

Вопрос о длительности жизненного цикла заразиховых, как показывают данные литературы (Koch, 1887; Beck-Mannagetta, 1930; Новопокровский, Цвелев, 1958, и др.), является дискуссионным. Это обусловленно недостаточной изученностью онтогенеза заразиховых и особенно способов их вегетативного возобновления и размножения.

В жизненном цикле заразиховых имеется стадия, являющаяся одновременно и стадией развития спорофита, и специфическим морфологическим образованием, которая отсутствует в онтогенезе автотрофных покрытосемянных и в то же время является ключевой для понимания эволюции онтогенеза в этой группе растений. Это стадия так называемого «клубенька» (Kadry, Tewfic, 1956а, б; Терехин, Никитичева, 1968; Терехин, 1977). Характер морфогенетических преобразований, протекающих в клубеньке, во многом определяет в дальнейшем те или иные особенности вегетативного возобновления и размножения у разных представителей сем. *Orobanchaceae.*

Напомним кратко основные этапы и черты раннего онтогенеза заразиховых (Терехин, Никитичева, 1968; Терехин, Анисимова, 1978). При прорастании у заразиховых из семени появляется первоначально базальный (радикулярный) конец редуцированного зародыша, преобразованный в процессе эволюции в упрощенное корнеподобное образование (называемое иногда проростковой трубкой), несущее зачаток первичного гаустория. В процессе хемоориентации роста проростка выделениями из близлежащего корня растения-хозяина зачаток первичного гаустория приходит в контакт с молодым корнем растения-хозяина и внедряется в него, достигая проводящей системы. В месте внедрения проростка паразита в корень хозяина и образуется клубенек, формирующийся в виде овальной массы паренхимных клеток, заполненных запасными веществами (рис. 1). В процессе нарастания массы клубенька в нем дифференцируются первичные элементы проводящей системы (сначала ксилема, а затем

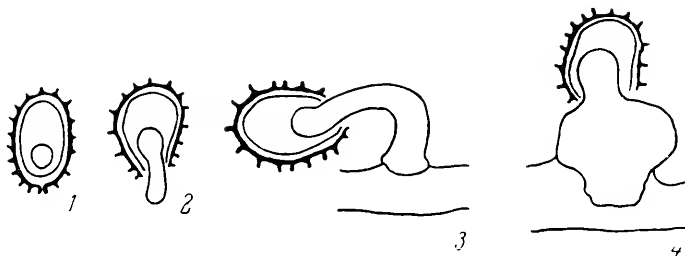


Рис. 1. Начальные этапы развития проростков *Orobanche aegyptiaca* (схема).
1 — зрелое семя; *2—4* — начальные этапы развития проростков.

и флоэмные), вследствие чего клубенек в дальнейшем приобретает радиальную стеблевой природы структуру (Антонова, 1978). Еще до завершения формирования проводящей системы в клубеньке в результате дедифференциации некоторых участков паренхимной ткани эндогенно закладываются очаги меристематической ткани. Из таких очагов могут развиться в дальнейшем адвентивные структуры двоякого рода: либо зачатки адвентивных побегов (обычно из более эндогенных очагов, расположенных ближе к верхней части клубенька), либо зачатки адвентивных корней (обычно из менее глубоких эндогенных очагов, расположенных в латеральных и базальных частях клубенька).

Расположение зачатков адвентивных побегов в клубеньке бывает весьма различным. Зачатки адвентивных корней развиваются в дальнейшем в систему вторичных гаусториев (вторичных протосом по: Терехин и Никитичева, 1968, или, что может быть точнее, гаусториеобразующих органов). Заложение зачатков адвентивных побегов и гаусториеобразующих органов может быть весьма вариабельным процессом (рис. 2). У некоторых представителей семейства (*Phacellanthus*, *Orobanche*, *Aeginetia*) наблюдается довольно обильное образование зачатков вторичных гаусториев, у других (*Boschniakia*, *Cistanche*) они полностью отсутствуют. Судьба эпикотилярного полюса редуцированного зародыша при прорастании может быть весьма различной. Еще L. Koch (1887) отмечал, что у некоторых видов *Orobanche*, в частности у *O. hederae*, терминальная (эпикотилярная) часть зародыша в процессе прорастания отмирает и половое воспроизведение в этом случае осуществляется лишь за счет адвентивных структур. Дальнейшие исследования W. Rauh (1937), K. Kadry и H. Tewfic (1956а, б), Э. С. Терехина и З. И. Никитичевой (1968) и Никитичевой и Терехина (1976) вполне подтвердили это положение на примере видов *Orobanche*, паразитирующих на многолетниках. L. Koch (1887) считал, однако, что другим изученным им видам, в частности *O. ramosa*, *O. speciosa* (=*O. crenata*), *O. minor*, свойственны два способа развития проростков. Наряду с эндогенным заложением апексов адвентивных плодущих побегов он отмечал у этих заразих замедленное и отнесенное на период прорастания обычное биполярное развитие зародышей и проростков с формированием у зародыша семядолей и эпикотиля. На возможность обычного для автотрофных растений биполярного развития зародыша заразихи указывал и J. Krenner (1958), исследовавший прорастание *O. cumana*. Нами (Терехин, Анисимова, 1978) уже было показано, что у видов заразих, паразитирующих на однолетних, в основном культурных растениях, развитие генеративных побегов может происходить двояким образом: путем эндогенного заложения апексов адвентивных побегов и путем преобразования эпикотилярной зоны редуцированного зародыша в апекс генеративного побега. Оба способа развития иногда могут сочетаться в одном проростке. Однако в обоих случаях формируется вегетирующий апекс в результате дедифференциации и организационной перестройки первичных структур и всегда проросток проходит через стадию клубенька (рис. 3). Стадия клубенька показывает, что экзогенное образование апекса побега из эпикотилярной зоны редуцированного зародыша есть резуль-

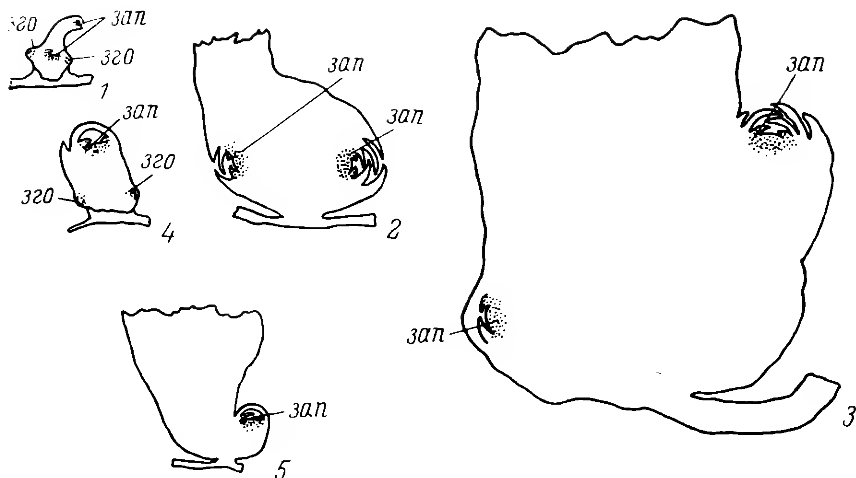


Рис. 2. Образование зачатков адвентивных органов в первичных клубеньках представителей сем. *Orobanchaceae*.

1 — *Orobanche*, *2* — *Boschniakia*, *3* — *Cistanche*, *4* — *Diphelypaea*, *5* — *Mannagettaea*; *зап* — зачаток адвентивного побега, *зго* — зачаток гаусториеобразующего органа.

тат вторичной эволюционной адаптации онтогенеза заразиховых к паразитированию на однолетних, обычно культурных видах растений-хозяев (Терехин, Анисимова, 1978). Таким образом, у заразиховых наблюдаются два пути реализации полового воспроизведения и размножения: эндогенное заложение адвентивных побегов в тканях клубенька (первичная эволюционная адаптация) и преобразование эпикотилярной зоны зародыша в апекс вегетирующего побега (вторичная эволюционная адаптация).

Биологический смысл вегетативного воспроизведения и размножения заключается, помимо прочего, по-видимому, и в том, чтобы удержать в ряду поколений и размножить и «опробовать» на адаптивность именно данный генотип, сформировавшийся в результате осуществления конкретного полового воспроизведения. Полевые наблюдения, анализ материалов раскопок, изучение гербарных фондов и литературных данных показывают, что заразиховым свойственны две, существенно различающиеся системы вегетативного возобновления и размножения. Ежегодное возобновление многолетних трав, как отмечал И. Г. Серебряков (1952), осуществляется обычно путем образования специализированных перезимовывающих органов вегетативного размножения. Таким образом, та или иная система вегетативного размножения является основой многолетнего существования травянистых растений. У заразиховых органами вегетативного размножения и возобновления являются, во-первых, клубеньки (первичные протосомы по: Терехин и Никитичева, 1968) и, во-вторых, вторичные гаусториеобразующие органы (вторичные протосомы).

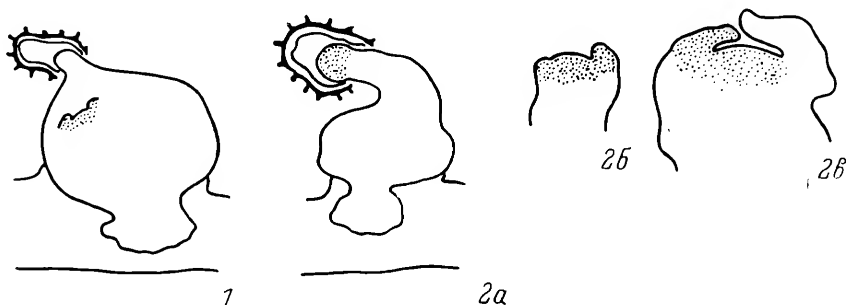


Рис. 3. Способы формирования генеративного побега у *Orobanche cumana*.

1 — эндогенное; *2а*, *2б*, *2в* — экзогенное формирование.

Каждый род заразиховых характеризуется своими особенностями клубеньковой стадии онтогенеза. От рода к роду резко меняется и соотношение между развитием клубеньков и вторичных гаусториеобразующих структур. Заразиховые по этому признаку можно разделить на две большие группы. У части родов именно длительное, многолетнее существование клубенька представляет собой средство вегетативного возобновления. Функции вегетативного размножения здесь выражены слабо или вообще не выражены. К этой группе относятся все без исключения представители родов *Boschniakia*, *Cistanche*, *Conopholis*, *Kopsiopsis*, *Xylanche*, *Mannagettaea*. В отличие от них другой группе заразиховых свойственны вегетативное возобновление и размножение путем развития системы адвентивных перезимовывающих вторичных гаусториеобразующих органов, возникающих в латеральных областях клубенька. Посредством этих структур осуществляются повторные контакты с корнями растений-хозяев. Клубенек в этом случае отмирает вместе с плодущими побегами первого года вегетации. Во многих случаях эта система вегетативного возобновления обеспечивает одновременно и интенсивное размножение заразиховых. К этой группе относятся представители родов *Aeginetia*, *Diphelypaea*, *Christisonia*, *Epiphagus*, *Gleadovia* и большинство представителей рода *Orobanche*.

В отношении некоторых родов (*Necranthus*, *Tienmuia*, *Platypholis*), материал по которым трудно получить, сведения очень скудны. Несколько особое положение занимает род *Mannagettaea*, у представителей которого, по-видимому, слабо развита система вегетативного возобновления клубенькового типа.

Рассмотрим подробнее системы вегетативного возобновления и размножения заразиховых на примере отдельных родов.

Boschniakia. Полевые наблюдения над *B. rossica* были проведены в Юго-Западном Прибайкалье (ст. Половинка). В раскопке одного сезона обнаружены клубеньки разных возрастов. Развитые клубеньки, составляющие основание плодоносящих побегов, довольно крупные (до 3 см в поперечном диаметре). Из одного клубенька развиваются до 2—3 одновозрастных и иногда до 5 разновозрастных побегов (рис. 4, *1* — см. вклейку). Заложение побегов в клубеньке эндогенное (рис. 2, *2*; 4, *10*). Вторичные гаусториеобразующие органы отсутствуют. Результаты изучения *B. rossica* позволяют сделать заключение о многолетнем (2—3 года) развитии клубенька до первого плодоношения и многолетнем же его существовании после него. Для этой группы характерен клубеньковый тип системы вегетативного возобновления и размножения. Функция размножения при этом типе возобновления выражена слабо (1—3 ежегодных побега).

Cistanche. Полевые наблюдения над *C. salsa* проведены в заповеднике «Тигровая падь» (Южный Таджикистан). Материалы раскопок *C. flava* в Репетекском государственном заповеднике (Туркмения) получены от З. И. Никитичевой. Использованы также материалы гербарных фондов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Института ботаники АН Таджикской ССР, Института ботаники АН Армянской ССР. Развитие спорофита протекает сходно с описанным выше у *B. rossica*. Размеры и морфологическая выраженность клубеньков у разных видов *Cistanche* значительно варьируют. Нередко заложение нового побега в клубеньке предваряется более или менее выраженным отпочковыванием части основного клубенька (эти процессы весьма напоминают таковые у *Balanophora* из сем. *Balanophoraceae*). Обычны один, иногда два одновозрастных и еще несколько разновозрастных побегов, появляющихся из одного клубенька (рис. 2, *3*). Многолетнее (2—3 года) развитие клубенька до первого плодоношения и многолетнее его существование после этого представляются вполне вероятными, хотя специальных экспериментов в этом отношении не проводилось. Клубеньковый тип системы вегетативного возобновления и размножения характерен для всех

изученных нами видов *Cistanche* (*C. flava*, *C. salsa*, *C. ambigua*, *C. fissa*, *C. ridgewayana*). Вторичные гаусториеобразующие органы отсутствуют.

Conopholis. У изученных нами гербарных образцов *C. americana* и *C. mexicana* (Гербарий БИН АН СССР) обнаружены в основании цветущих и плодущих побегов хорошо выраженные клубеньки значительных размеров. Клубеньковая часть побега легко выявляется вследствие отсутствия чешуй и характерной поэтому поверхности клубенька. Наряду с плодущим побегом в клубеньке обнаруживаются зачатки побегов следующего года. Все эти данные свидетельствуют о сходстве систем вегетативного возобновления и размножения у *Boschniakia*, *Cistanche* и *Conopholis*, причем у клубеньков *Conopholis*, как и у *Cistanche*, наблюдается почкование в местах заложения побегов следующего года цветения. Вторичные гаусториеобразующие органы отсутствуют (см. также Boeschore, 1920).

Kopsiopsis. У гербарных образцов *K. strobilacea* и *K. tuberosa* (Гербарий БИН АН СССР) мы наблюдали хорошо развитые клубеньки. У *K. strobilacea* клубенек в поперечном диаметре достигает 3.0—3.5, у *K. tuberosa* — 1.0—1.5 см. Вторичные гаусториеобразующие органы отсутствуют.

Xylanche. У единственного изученного растения из гербарных образцов *X. himalaica* (Гербарий БИН АН СССР) клубенек хорошо выражен, до 5 см в поперечном диаметре. Вторичные гаусториеобразующие органы отсутствуют.

Mannagettaea. Полевые наблюдения над *M. hummelii* проведены у пос. Туран (Тункинский аймак, Бурятская АССР, долина р. Иркут). У отдельных экземпляров мы отметили образование дополнительного побега из тканей первичного клубенька (рис. 2, *5*; 4, *6*). У изученных нами гербарных образцов *M. hummelii* (Гербарий БИН АН СССР) мы обнаружили сходные картины. На одном из экземпляров отмечено значительное разрастание тканей корня растения-хозяина в области внедрения паразита. Проведенные наблюдения основаны на ограниченном материале и требуют дополнительных исследований.

Таким образом, у представителей описанных выше пяти родов вегетативное возобновление осуществляется за счет многолетнего существования клубенька — специализированного экстраматрикального перезимовывающего органа, способного производить адвентивные побеги разного возраста.

К другой группе с иной системой вегетативного возобновления и размножения относятся прежде всего представители ряда тропических родов, а также наиболее полиморфный среди заразиховых род *Orobanche*.

Aeginetia. По данным J. Juliano (1935) и изученным нами гербарным образцам (Гербарий БИН АН СССР), для *A. indica* характерны, по-видимому, однолетнее существование первичного клубенька и развитие мощной системы ветвящихся вторичных гаусториеобразующих органов. Эти структуры в местах контакта с корнями растения-хозяина формируют многочисленные гаустории, и здесь же эндогенно закладываются новые побеги и формируются вторичные клубеньки.

Diphelypaea. Полевые наблюдения над *D. coccinea* проведены в Тебердинском государственном заповеднике (Ставропольский край). *D. tournefortii* и *D. boissieri* изучались по гербарным образцам (Гербарий БИН АН СССР). В первичном клубеньке *Diphelypaea* может одновременно образоваться до трех (чаще 1—2) генеративных побегов (рис. 2, *4*; 4, *9*). Система ветвящихся вторичных гаусториеобразующих органов хорошо развита. Мы наблюдали у *D. coccinea* срастания в местах контактов вторичных гаусториеобразующих органов с корнями растения-хозяина, при этом на корнях были отмечены побеги разных возрастов. Степень развития системы вторичных гаусториеобразующих органов, вероятно, может быть различной у разных растений одного вида.

Christisonia. У гербарных образцов *C. bicolor* и *C. tricolor* (Гербарий БИН АН СССР) вторичные протосомы нами не обнаружены.

Однако, согласно данным W. Worsdell (1895) и его убедительным иллюстрациям некоторых видов *Christisonia* (*C. bicolor*, *C. subacaulis*, *C. neilgherrica*), для них характерна хорошо развитая система вторичных гаусториеобразующих органов.

Epiphagus. Мы изучали только гербарные образцы *E. virginianus* (Гербарий БИН АН СССР). Для этого вида характерна мощно развитая система ветвящихся вторичных гаусториеобразующих органов. Особенность системы вегетативного возобновления и размножения *Epiphagus* заключается в том, что формирование гаусториеобразующих органов не ограничивается зоной собственно клубенька. Ко времени распускания цветков у *Aeginetia*, *Diphelypaea*, *Orobanche* клубенек морфологически бывает выражен очень слабо или, что чаще, сливается с базальной часто утолщенной частью стебля. Присутствие клубенька в этот период маркируют места выхода вторичных гаусториеобразующих органов. У *Epiphagus* эти органы формируются, по-видимому, на всей находящейся в почве части стебля. Ниже мы вернемся к этому факту при обсуждении вопросов эволюции систем вегетативного возобновления и размножения заразиховых.

Gleadovia. У гербарных образцов *G. ruborum* (Гербарий БИН АН СССР) вторичные гаусториеобразующие органы нами не обнаружены. Однако весьма близкое, по-видимому, родство *Gleadovia* и *Christisonia* (Hu, 1939) позволяет предполагать и у *G. ruborum* хорошо развитую систему вторичных гаусториеобразующих органов.

Orobanche. Высокополиморфный род *Orobanche* в связи с его широким распространением и большим народнохозяйственным значением был изучен наиболее полно и подробно. Материалы полевых наблюдений и раскопок получены для *O. bungeana*, *O. caesia* (Армянская ССР, раскопки З. И. Никитичевой), *O. purpurea*, *O. gamosepala*, *O. vulgaris*, *O. raddeana*, *O. crenata*, *O. grossheimii*, *O. colorata* (Теберда), *O. aegyptiaca* (Астраханская обл.), *O. sogdiana*, *O. kotschyi* (Варзобская долина, Таджикская ССР), *O. coerulescens*, *O. pycnostachya* (Сахалин, Приморский край), *O. pallidiflora* (Ленинградская обл., совместно с З. И. Никитичевой), *O. cumana* (Одесская обл., Краснодарский край), *O. alsatica* (Ленинградская обл. и Теберда).

В гербарных фондах БИН АН СССР, Института ботаники АН Узбекской ССР, Института ботаники АН Киргизской ССР, Института ботаники Таджикской ССР, Института ботаники АН Украинской ССР, Ташкентского государственного университета, Одесского государственного университета нами изучено около ста видов рода *Orobanche*. В условиях эксперимента изучены *O. pallidiflora* (совместно с З. И. Никитичевой), *O. alsatica*, *O. aegyptiaca*, *O. ramosa*, *O. cumana*.

Для подавляющего большинства изученных представителей рода *Orobanche* характерны однолетнее существование первичного клубенька и хорошо развитая система вторичных гаусториеобразующих органов. Вместе с тем в силу различных обстоятельств развитие системы гаусториеобразующих органов у разных особей одного и того же вида зачастую весьма вариабельно. При изучении недостаточно полного материала может создаться ложное представление о имеющей место (характерной для вида) степени развития органов вегетативного возобновления и размножения.

У некоторых изученных нами видов (*O. aegyptiaca*, *O. caesia*, *O. cumana*) отчетливо проявляется активность вторичных гаусториеобразующих органов: вторичные гаусториальные контакты с корнями растений-хозяев (рис. 4, *7*), возникновение вторичных клубеньков и новых побегов вблизи или над местами таких контактов (рис. 4, *8*). Экологическая адаптивность систем вегетативного возобновления и размножения наиболее отчетливо прослеживается на примере некоторых представителей рода *Orobanche*. У некоторых среднеазиатских видов (секция *Osproleon*, подсекция *Inflatae*), таких как *O. gigantea*, *O. kotschyi*, *O. sordida*, система вегетативного возобновления и размножения клубенькового, а не вторично-гаustори-

ального типа в отличие от других видов этого рода. Многолетний клубенек выражен отчетливо (рис. 4, *2*) и достигает иногда 6—7 см в поперечном диаметре (*O. gigantea*). Вторичные гаусториеобразующие органы или отсутствуют (*O. gigantea*, *O. sordida*), или редко присутствуют в виде рудиментарных структур (*O. kotschyi*). Обычно из одного клубенька развиваются 2—3 одновозрастных плодущих побега первой генерации (рис. 4, *2*). Сходная клубеньковая система вегетативного возобновления и размножения обнаружена нами при изучении гербарных образцов (Гербарий БИН АН СССР) и у средиземноморского вида *O. rapum-genistae*. Особенностью этих видов является отсутствие на клубеньках разновозрастных побегов. Это свидетельствует об эволюционно более ранней стадии изменения типа вегетативного возобновления.

Переход от «вторично-гаусториальной» к «клубеньковой» системе вегетативного возобновления и размножения связан, как нам представляется, с особенностями развития корневой системы растений-хозяев этих заразих (см. также: Терехин, Анисимова, 1978). Развитие системы вторичных гаусториеобразующих органов требует высокой плотности, насыщенности корнями растений-хозяев верхнего горизонта почвы (на глубине залегания семян заразихи 8—10 см). У видов с сильным развитием вторичных гаусториеобразующих органов, например у *O. crenata* и *O. sogdiana*, корни растений-хозяев (*Corylus*, *Vicia* для *O. crenata* и *Amygdalus* для *O. sogdiana*) образуют в верхнем горизонте почвы плотную сеть. Напротив, насыщенность корнями растений-хозяев *O. kotschyi*, *O. gigantea* (*Prangos* и *Ferula* соответственно) верхнего горизонта почвы очень мала. В соответствии с этим у названных видов заразих формируется клубеньковая система вегетативного возобновления и размножения, не характерная для рода *Orobanche* в целом, но сходная с таковой у представителей родов *Boschniakia* или *Cistanche*.

Phacellanthus. Полевые наблюдения над *Ph. tubiflorus* проведены в заповеднике «Кедровая падь» и в окрестностях г. Владивостока (Приморский край). У *Ph. tubiflorus* развитие системы вторичных гаусториеобразующих органов достигает своего максимума (см. также: Терехин, 1973). Они образуют на корнях растения-хозяина (*Fraxinus*) плотную анастомозирующую сеть (рис. 4, *3*), в разных местах которой вне связи с местами вторичных присосок к корням хозяина возникают в каждом сезоне десятки клубеньков и позже — плодущих побегов (рис. 4, *4*, *12*). Многолетнее, вероятно, до 20 лет и более, существование и мощное вегетативное размножение *Ph. tubiflorus* обеспечиваются именно высокоразвитой системой вторичных гаусториеобразующих органов. Вторичные клубеньки возникают обычно в местах анастомозов вторичных гаусториеобразующих органов.

Таким образом, у заразиховых можно констатировать наличие двух принципиально различных систем вегетативного возобновления и размножения. Первую из них мы называем «клубеньковой» в связи с тем, что многолетнее существование того или иного вида заразих в этой группе обеспечивается многолетним существованием первичного клубенька и повторным заложением в нем апексов новых побегов. Ведущим фактором у этой группы растений (*Boschniakia*, *Cistanche*, *Conopholis*, *Kopsiopsis*, *Xylanche*, *Mannagettaea*, *Orobanche gigantea*, *O. kotschyi*, *O. sordida*, *O. rapum-genistae*) является обеспечение вегетативного возобновления при относительно слабых возможностях осуществления вегетативного размножения. Индивидуальность особей нового поколения не вполне выражена.

Вторая система — «вторично-гаусториальная». В этом случае многолетнее существование вида обеспечивается развитием системы вторичных гаусториеобразующих органов. Ведущим фактором у этой группы (*Aeginetia*, *Diphelypaea*, *Christisonia*, *Epiphagus*, *Gleadovia*, *Phacellanthus*, большинство видов *Orobanche*) является обеспечение не только вегетативного возобновления, но и вегетативного размножения. Индивидуальность особей нового поколения выражена отчетливо за счет отмирания устаревших частей гаусториеобразующих органов.

Platypholis, *Tienmuia*, *Necranthus*. Мы не обнаружили в литературе описания систем вегетативного возобновления и размножения у представителей этих малоизученных родов заразиховых.

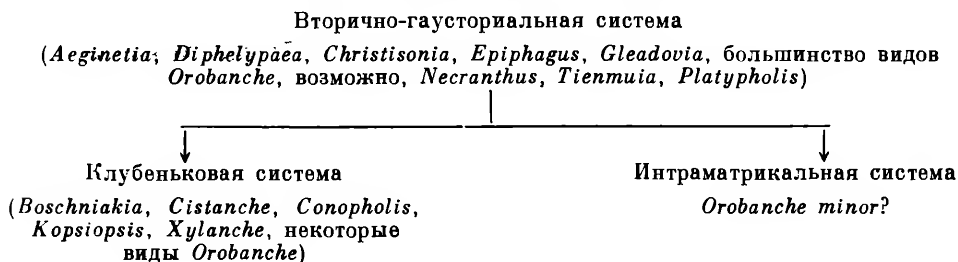
Полученные данные позволяют рассмотреть вопрос об эволюции систем вегетативного возобновления и размножения в сем. *Orobanchaceae*. Для заразиховых характерно экстраматрикальное развитие спорофита, питающегося посредством внедрения в корни растения-хозяина многоклеточных гаусториев. Клубенек эволюционно возник как способ структурного решения своеобразного конфликта между сохранившимся у заразиховых половым воспроизведением и необходимостью возможно быстрейшего контакта проростка с корнем подходящего растения-хозяина. Исходной организационной основой, позволяющей дать столь оригинальное решение адаптивной проблемы, явилась возможность образования клубенька и эндогенного заложения адвентивных побегов. Нетрудно предположить переход от однолетнего к многолетнему существованию клубенька при необходимости генетически обусловленного развития системы вегетативного возобновления при соответствующих особенностях развития корневой системы растений-хозяев.

Интересные материалы о происхождении системы вегетативного возобновления и размножения заразиховых дает изучение представителей рода *Striga* (*Scrophulariaceae*). Как известно, в этом роде встречается целый ряд видов с постепенно усиливающейся специализацией в направлении паразитного существования. Если у *Striga euphrasioides* (Tiagi, 1956) обнаружен лишь факультативный паразитизм, то у довольно высоко специализированного облигатнопаразитного вида *S. gesnerioides* (=*S. orobanchoides*) [1] уже можно видеть все «атрибуты» вегетативного возобновления и размножения, свойственного заразиховым (*Orobanche*): клубеньки (по-видимому, однолетние), производящие до четырех одновозрастных побегов одновременно; вторичные гаусториеобразующие органы, места их присосок к корням растения-хозяина, вторичные клубеньки, производящие побеги.

Интересно, что у довольно высокоспециализированного и облигатнопаразитного вида *S. lutea* (=*S. asiatica*) развитие спорофита протекает, по-видимому, обычным для автотрофных покрытосеменных путем, без стадии клубенька.

Приведенный выше пример с представителями рода *Striga* позволяет предположить, что первичной для заразиховых является система вегетативного возобновления и размножения с однолетним клубеньком и большим или меньшим развитием вторичных гаусториеобразующих органов (см. схему). Это предположение подтверждается явно вторичноадаптивным переходом некоторых видов рода *Orobanche* (*O. gigantea*, *O. kotschyi*, *O. sordida*, *O. rapum-genistae*) к клубеньковой системе вегетативного возобновления с многолетним существованием клубенька. Весьма

Эволюция систем вегетативного возобновления и размножения в сем. *Orobanchaceae*



[1] Материал по *S. gesnerioides* собран в Индии и любезно предоставлен нам З. Т. Артюшенко.

вероятно, что виды родов *Boschniakia*, *Cistanche*, *Kopsiopsis*, *Xylanche* также перешли к клубеньковой системе вегетативного возобновления в связи с адаптацией к паразитизму на растениях-хозяевах со специфической организацией корневой системы последних.

Изложенное выше не означает, что виды заразиховых с клубеньковой системой вегетативного возобновления обязательно являются производными от современных паразитных таксонов со вторично-гаусториальной системой. С учетом современных ареалов можно, однако, предположить близкое родство *Cistanche* и *Orobanche* и что обособление *Cistanche* произошло на основе экологических различий организации корневой системы их растений-хозяев.

На основе изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Все изученные представители семейства заразиховых являются многолетними травами, вегетативное возобновление и размножение которых обеспечивается специализированными перезимовывающими органами.

2. Для заразиховых характерны две основные системы вегетативного возобновления и размножения:

— вторично-гаусториальная, с однолетним существованием клубенька и развитой системой вторичных гаусториеобразующих органов, обеспечивающих как функцию вегетативного возобновления, так и функцию вегетативного размножения;

— клубеньковая, с многолетним существованием клубенька, обеспечивающего функцию вегетативного возобновления, при большей или меньшей редукции функции вегетативного размножения.

3. Клубеньковая система вегетативного возобновления и размножения заразиховых является эволюционно вторичной.

ЛИТЕРАТУРА

Антонова Т. С. 1978. Развитие гаустория заразихи подсолнечной (*O. cumana* Wallr.) и защитная реакция у иммунных форм подсолнечника. Автореф. канд. дис. Л.

Никитичева З. И., Э. С. Терехин. **1976**. Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 61, 5.

Новопокровский И. В., Н. Н. Цвелев. **1958**. Семейство *Orobanchaceae*. Флора СССР, 23.

Серебряков И. Г. **1952**. Морфология вегетативных органов высших растений. М.

Терехин Э. С. **1968**. Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений-паразитов. ДАН СССР, 178, 4. — **1973**. Эмбриология *Orobanchaceae*. II. К эмбриологии и экологии *Phacellanthus tubiflorus* S. et Z. Бот. ж., 58, 12. — **1977**. Паразитные цветковые растения. Л.

Терехин Э. С., Г. М. Анисимова. **1978**. О некоторых особенностях развития *Orobanche cumana* Wallr. (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 63, 6.

Терехин Э. С., З. И. Никитичева. **1968**. Послесеменное развитие паразитных *Angiospermae*. 1. Метаморфоз. Бот. ж., 53, 1.

Beck-Mannagetta G. **1930**. *Orobanchaceae*. In: A. Engler. Das Pflanzenreich, 96 (IV, 261).

Boeschore J. **1920**. The morphological continuity of *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*. Contr. Bot. Lab. Univ., Penns., 5.

Hu H. H. **1939**. *Tienmuia*, a new genus of *Orobanchaceae* of Southeastern China. Bull. Fan Memor. Inst. Biol., bot. ser., 9, 1.

Juliano J. B. **1935**. Anatomy and morphology of the Bunga, *Aeginetia indica* L. Phil. J. Sci., 56, 4.

Kadry K., H. Tewfic. **1956a**. A contribution to the morphology and anatomy of seed germination in *Orobanche crenata*. Bot. Notiser, 109, 4. — **1956б**. Seed germination in *Orobanche crenata* Forsk. Svensk Bot. Tidskr., 50, 2.

Koch L. **1887**. Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Kulturpflanzen.

Krenner J. A. **1958**. The natural history of the sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 4.

Rauh W. **1937**. Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina, 4, 24.

Tiagi B. **1956**. A contribution to the embryology of *Striga orobanchoides* Benth. and *S. euphrasioides* Benth. Bull. Torrey Bot. Club, 83, 2—3.

W o r s d e l l W. C. 1895. On the comparative anatomy of certain species of the genus *Christisonia*. Ann. Bot. (London), 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VIII 1979.

SUMMARY

The system of vegetative regeneration and reproduction of the representatives of 13 genera of the family *Orobanchaceae* have been studied. All the representatives of the family are the perennial herbs, vegetative regeneration and reproduction of which is provided by the specialized hibernating organs. The representatives of the family *Orobanchaceae* possess two systems of vegetative regeneration and reproduction: the secondary haustorialsystem and the system of nodules.

УДК 581.84 : 581.44 : 582.992

Т. В. Шулькина, С. Е. Зыков

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ В СЕМЕЙСТВЕ *CAMPANULACEAE* JUSS. S. STR. В СВЯЗИ С ЭВОЛЮЦИЕЙ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

T. V. SHULKINA, S. E. ZIKOV. THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE STEM IN THE FAMILY *CAMPANULACEAE* S. STR. IN RELATION TO THE EVOLUTION OF LIFE FORMS

Изучено анатомическое строение стебля 15 представителей сем. *Campanulaceae* Juss. s. str., относящихся к различным жизненным формам: канделябровидное карликовое деревцо *Musschia wollastonii*, кустарник *Musschia aurea*, лианоидный геофит *Canarina canariensis*, геофит *Ostrowskia magnifica*, стержнекорневые травянистые многолетники *Platycodon grandiflorus*, *Cyananthus microphyllus* и 9 видов типового рода *Campanula* — двулетних и многолетних травянистых растений. Несмотря на все многообразие морфологических структур, основные анатомические черты строения для всех исследованных видов оказались общими. Вторичная ксилема и флоэма всегда образуют сплошное кольцо. У целого ряда видов, представляющих разные жизненные формы, найдены сосуды с лестничными перфорационными пластинками (*Canarina canariensis*, *Musschia wollastonii* и *M. aurea*, а также *Platycodon grandiflorus*). Выделены примитивные черты, характерные для предка семейства.

Семейство *Campanulaceae* принадлежит к той группе олигоксильных семейств, жизненные формы которых отличаются исключительным разнообразием. Большинство видов являются многолетними травянистыми растениями, но семейство имеет в своем составе и необычные древесные и полудревесные жизненные формы (Шулькина, 1978). Такие формы найдены в 13 родах и приурочены в основном к Южной Африке и к океаническим островам, расположенным вокруг этого континента, а также встречаются в сухих районах Средиземноморья. Жизненные формы их разные, но в основном это растения совсем низкие, настоящих деревьев среди них нет. Самым высоким, по-видимому, является 4—5-метровый кустарник *Berenice*, который был найден всего один раз на о. Реюньон (Маскаренские острова). Этот монотипный род относили до недавнего времени к сем. *Saxifragaceae*. Подробные исследования пыльцы и анатомии стебля и листьев позволили G. Erdtman и C. Metcalfe (1963) установить его принадлежность к сем. *Campanulaceae*. *Azorina vidalii* — эндемик Азорских островов — достигает 2 м высоты во время цветения и может быть названа канделябровидным карликовым деревцом в тех случаях, когда имеется один неповрежденный центральный ствол, и кустарником, когда имеется несколько стволов (Василевская, Шулькина, 1976). Род *Musschia* — эндемик архипелага Мадейры — включает два вида, один из которых — одноствольное деревцо, увенчанное розеткой листьев, превышающее во время цветения 2 м, другой — многоствольный кустарник чуть ниже предыдущего. Кустарниками также считаются виды родов *Heterochaenia*, достигающие во время цветения 1.5—2 м (Маскаренские острова и о. Мадагаскар), и более низкие: *Merciera*, *Namacodon*, *Prismatocarpus*, *Roella* (Южная Африка), а также некоторые виды таких крупных родов, как *Campanula* и *Wahlenbergia*. Полукустарниками являются виды *Theilera* (Южная Аф-

рика), отдельные виды *Edraianthus* (Апеннины, Балканы, северо-восточный Кавказ) и виды *Cylindrocarpa* (Средняя Азия, Западный Тянь-Шань).

Преобладает в семействе группа травянистых растений, имеющая широкий набор жизненных форм, среди которых есть многолетники, двулетники, однолетники. Многолетние жизненные формы в свою очередь можно подразделить на монокарпики и поликарпики; на стержнекорневые, кистекорневые, корневищные, клубневые; на длительно вегетирующие, гемиэфемероиды и эфемероиды. Можно выделить группы растений с моноподиальным и симподиальным ветвлением, с безрозеточными и с розеточными побегами. Одним словом, разнообразие жизненных форм настолько велико, что реконструкция исходной формы и построение картины эволюции жизненных форм в семействе представляют значительные трудности. Они усугубляются еще и тем, что последняя систематическая обработка семейства, выполненная S. Schönland (1889), неоднократно подвергалась критике и безоговорочно принята быть не может. Все вместе взятое вызывает необходимость получения дополнительных сведений.

Ценными для филогенетической систематики являются данные по анатомическому строению объектов, однако работ, посвященных анатомии *Campanulaceae*, сравнительно мало. Основные материалы содержатся в справочнике C. Metcalfe и L. Chalk (1950). Отдельные данные по анатомии листа приведены в работе K. Napp-Zinn (1974). Строение корней некоторых скальных колокольчиков Кавказа явилось предметом исследования В. С. Пирогова (1963). Подробная статья Sh. Carlquist (1969) посвящена анатомии стебля древесных представителей близкородственного сем. *Lobeliaceae*, рассматриваемого им как подсемейство сем. *Campanulaceae* Juss. s. l.

Из работ упомянутых авторов выяснилось, что у видов *Adenophora*, *Asyneuma*, *Campanula*, *Codonopsis*, *Cyananthus*, *Jasione*, *Phyteuma*, *Platycodon* и *Symphyandra* ксилема стебля образует сплошное кольцо даже у молодых растений. Сосуды имеют простые перфорации, за исключением *Platycodon*, у которого перфорационные пластинки лестничные. Отдельные сосуды с лестничными перфорационными пластинками можно увидеть у *Lightfootia* и *Roella*. Сосуды, как правило, узкие, расположены они одиночно или в небольших радиальных рядах. Межсосудистая поровость супротивная, поры крупные, эллиптические. Паренхима скудная, тяжевая или отсутствует вовсе. Для некоторых родов отмечено наличие медуллярных пучков, местоположение, число и содержание которых различны у разных родов и видов. Лучи гетерогенные, широкие.

Задачей данной работы было исследование анатомического строения стеблей у видов различных жизненных форм *Campanulaceae*, относящихся в основном к монотипным или олиготипным родам, систематическое положение которых свидетельствует о достаточной их древности. Анатомия большинства этих растений изучалась впервые с целью выявить черты сходства и различия в структуре стебля разных родов, а также признаки, присущие анцестральной форме семейства. Поставленные задачи определили подбор объектов исследования, среди которых были растения различных жизненных форм — как древесные, так и травянистые. Все растения были выращены из семян в открытом грунте и в оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде. Семена для посева получены в разное время из ботанических садов или собраны в природе. Анатомическая работа проведена под руководством В. К. Василевской, которой авторы выражают глубокую благодарность.

Для исследования были взяты побеги взрослых, чаще всего цветущих растений. Срезы сделаны в междоузлиях базальной, средней и верхней частях стебля, строение древесины описано из базальной части стебля.

Первым объектом исследования было канделябровидное деревцо *Musschia wollastonii*. Этот вид встречается на островах архипелага Мадейра и приурочен обычно к скалистым местам. Семена этого растения получены в 1975 г. из Ботанического сада Ботанического музея Берлина

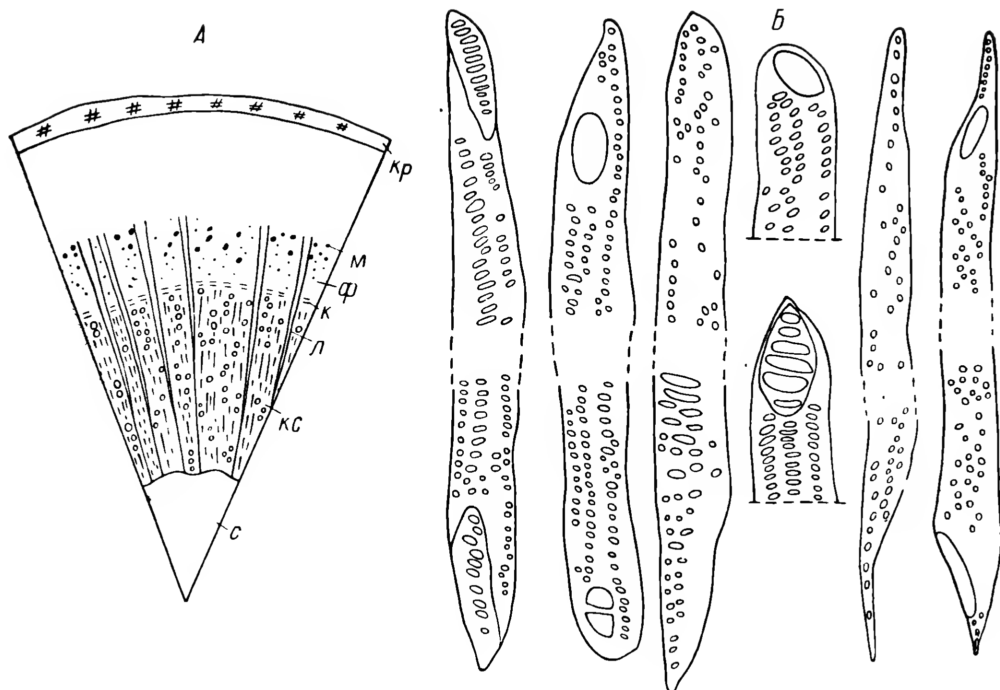


Рис. 1. *Musschia wollastonii.*

А — схема поперечного строения основания стебля (*с* — сердцевина, *кс* — ксилема, *к* — камбий, *ф* — флоэма, *м* — млечники, *л* — луч, *кр* — кора); *Б* — трахеальные элементы ксилемы.

(Далем). Всходы появляются через две-три недели после посева, семядоли мелкие, округлые. Первые листья расположены крест-накрест с семядолями, имеют реснитчатое опушение как по зубчатому краю, так и по самой пластинке. Эпикотиль и междоузлия короткие. Новые листья появляются в течение всего года, но зимой в меньшем числе, чем летом. Двулетние растения в теплых оранжереях достигают 30—40 см высоты, имеют один неветвящийся одревесневший ствол с диаметром 2—2.5 см, увенчанный розеткой крупных листьев. Нижние листья засыхают, но не опадают, так как отделительный слой не образуется. Репродуктивные побеги появляются из пазух листьев и, по-видимому, также из терминальной точки роста. Таким образом, *Musschia wollastonii* во время цветения — канделябровидное карликовое деревцо.

На поперечном срезе стебля двулетнего растения ксилема и флоэма образуют сплошное кольцо и занимают половину площади среза, а сердцевина — четверть; коровая паренхима хорошо развита (рис. 1, *А*).

Древесина состоит из сосудов, сосудистых и волокнистых трахеид и тяжевой паренхимы. Сосудистые трахеиды веретеновидной формы, их длина достигает 800, диаметр — 30—50 мкм. Поровость лестничная или супротивная. Типы сосудов разнообразны (рис. 1, *Б*). Так, имеются сосуды с узкими и длинными члениками, концы которых обычно оттянуты в клювики. Длина таких члеников около 800, ширина 30—50 мкм, перфорационные пластинки лестничные, с числом перекладин до 11, клювы часто с лестничными или очередными порами. Сосуды второго типа состоят из коротких и широких члеников, длина которых от 300 до 500, а диаметр — 40—60 мкм. Эти сосуды имеют простые перфорации на косых или очень косых стенках. Концы члеников тоже могут быть с клювами. Кроме того, в мацерированном материале можно видеть членики сосудов, у которых один конец трахеидоподобен, а другой несет лестничную или простую перфорационную пластинку на косой стенке. Межсосудистая поровость лестничная, чаще супротивная, редко очередная. Окаймление пор слабое. На поперечном срезе стебля сосуды обычно разбросаны оди-

ночно, иногда объединены по 2, или образуют цепочки по 3—4. Просветы сосудов округлые и овальные.

Основная масса ксилемы состоит из своеобразных широких волокнистых трахеид веретеновидной формы с расщепленными, вильчатыми окончаниями. Диаметр их 20—50 мкм. Настоящего либриформа нет. Тяжевая паренхима скудная, вазицентрическая. Радиальные лучи в умеренном числе, гетерогенные. На поперечном срезе стебля лучи почти равны или немного шире диаметра сосудов. Тангентальный срез дает возможность установить, что лучи имеют линейную форму и составлены из одного, реже двух рядов клеток и могут быть короткими — в 2—3 клетки — и длинными — до 11 клеток. Первичная флоэма характеризуется наличием млечников.

Подземные органы у *M. wollastonii* представлены гипокотилем и системой главного слабоутолщенного корня. Основной запасающей тканью является вторичная флоэма, паренхимные клетки которой заполнены инулином. Среди крупных запасающих клеток в ней рассеяны ситовидные трубки и млечники. В зоне паренхиматизированной ксилемы имеются как тонкостенные элементы, так и сосуды с толстыми одревесневшими стенками. Сердцевина развита хорошо. Радиальные лучи умеренно многочисленные. На поперечном срезе они равны или немного шире диаметра сосудов.

Musschia aurea — также эндемик архипелага Мадейра, где встречается в каменистых местах, но в отличие от предыдущего вида это не одноствольное деревцо, а многоствольный кустарник. Семена получены из Королевского ботанического сада Кью (Лондон). Всходы появляются через 3—4 недели после посева. Семядоли мелкие, эпикотиль около 1.5, длина междоузлий в среднем 1.5—2 см. У проростков в первый же месяц из пазух семядолей и нижних листьев вырастают боковые побеги, которые быстро догоняют главный. Двулетние растения имеют от 3 до 5 побегов, достигающих 25—30 см высоты и 1—1.5 см в диаметре. Растения в оранжерее растут беспрерывно и все время имеют зеленые листья. Старые листья засыхают и остаются на побеге.

На поперечном срезе междоузлия двулетнего растения сплошное кольцо вторичной флоэмы и ксилемы занимает почти всю площадь среза (рис. 2, *А*). Далее следуют коровая паренхима и хорошо развитая перидерма. Сердцевина незначительная.

Древесина состоит из немногочисленных сосудов, сосудистых и волокнистых трахеид и тяжевой паренхимы. Основную массу ксилемы составляют сосудистые трахеиды, имеющие веретеновидную форму, длина их около 350, а диаметр 20 мкм, т. е. размеры их меньше, чем у предыдущего вида. Поровость лестничная или очередная. Окаймление пор слабое. Типы сосудов разнообразны (рис. 2, *Б*). Здесь есть сосуды с длинными (300—400 мкм) члениками с диаметром 20—30 мкм, перфорационные пластинки которых лестничные с числом перекладин от 1 до 8. Концы этих члеников имеют вид клювиков, часто коротких без пор или длинных с лестничными порами. Другие сосуды состоят из более коротких и более широких члеников: длина их 150—200, а диаметр 30—50 мкм. Перфорации обычно простые, расположены на косых или очень косых стенках, членики часто без клювиков. Клювики (если они есть) короткие без пор или длинные с лестничными порами. Мацерированный материал дает возможность увидеть членики сосудов, занимающие переходное положение. Например, у членика один конец имеет простую перфорацию на косой стенке, другой — лестничную перфорационную пластинку; или один конец перфорирован, другой — трахеидоподобен. Окончание может быть с клювиком или без него. Длина таких члеников 200—400, диаметр 20—50 мкм. Межсосудистая поровость у сосудов всех типов лестничная или очередная. На поперечном срезе сосуды образуют цепочки обычно по 3—5, но много одиночных сосудов или парных, разбросанных в беспорядке. Просветы их округлые или овальные.

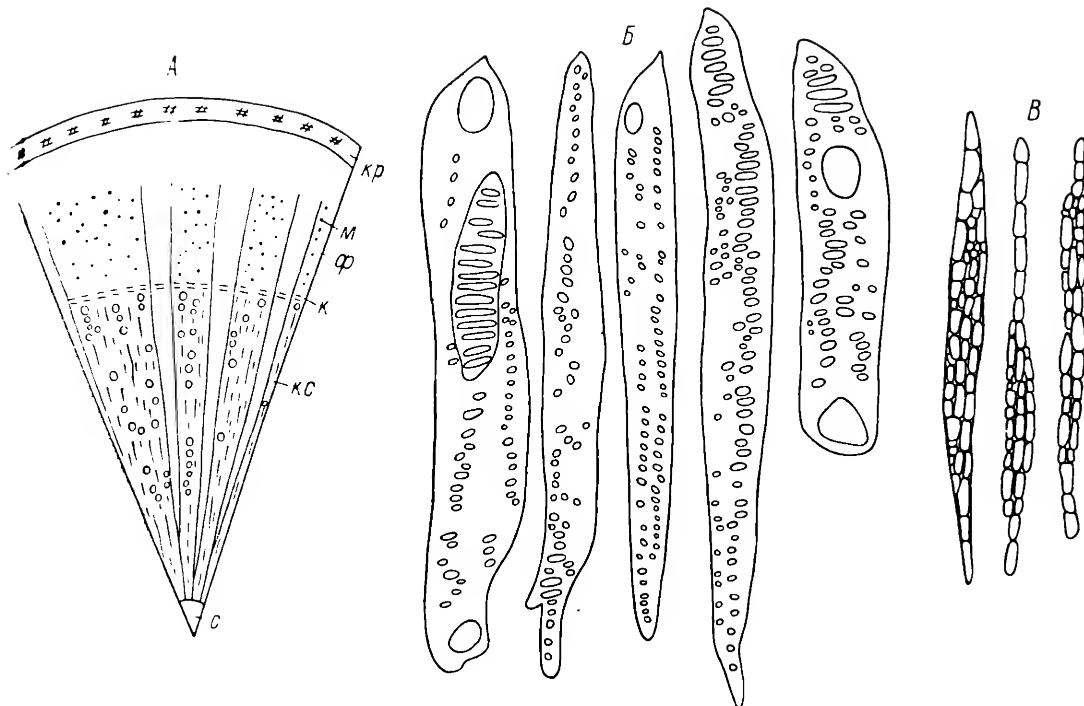


Рис. 2. *Musschia aurea.*

А, *Б* — то же, что на рис. 1; *В* — строение радиального луча. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Основная масса ксилемы состоит из своеобразных широкопросветных волокнистых трахеид веретеновидной формы с вильчатыми концами. Поровость обычно супротивная, поры овальные, иногда щелевидные. Настоящего либриформа нет. Древесинная паренхима скудная, вазицентрическая. Радиальные лучи умеренно многочисленные, гетерогенные. На поперечном срезе стебля они шире диаметра сосуда. На тангентальном срезе лучи имеют веретеновидную форму, однорядные окончания состоят из 2—6 вытянутых клеток (рис. 2, *В*).

Строение корня у *M. aurea* аналогично таковому у *M. wollastonii.*

Canarina canariensis — настоящее травянистое растение с лианоидным, ежегодно отмирающим стеблем и клубневидно утолщенным корнем, геофит. Эндемик Канарских островов, где встречается на склонах среди кустарников. Семена *C. canariensis* получены в 1973 г. из Португалии, но собраны на Канарских островах. Всходы появляются через 3—4 недели. Семядоли округло-эллиптические с выемкой на верхушке, эпикотиль около 6—10 мм. В первый год растения вегетируют 10—11 месяцев и образуют удлиненные побеги длиной 30—40 см, имеющие 10—12 пар листьев с междоузлиями 5—10 см. Побеги второго года возникают в пазухах семядолей после периода покоя в 2—2.5 месяца. Эти побеги имеют супротивные листья (рис. 3, *В*) или трехчленные мутовки и заканчиваются цветком. Цветки образуются также на боковых побегах, возникающих в пазухах верхних листьев. Канарина вегетирует и цветет зимой, а в середине лета растения находятся в состоянии глубокого покоя. Стержневой корень и гипокотиль утолщаются в первый же год и образуют мощный клубень, погруженный в почву. Почки возобновления расположены на клубне в базальной части побегов текущего года.

Как видно на поперечном срезе стебля трехлетнего растения, обширную сердцевину окружает сплошное кольцо вторичной ксилемы и флоэмы (рис. 3, *А*). Ширина этого кольца втрое меньше радиуса сердцевины.

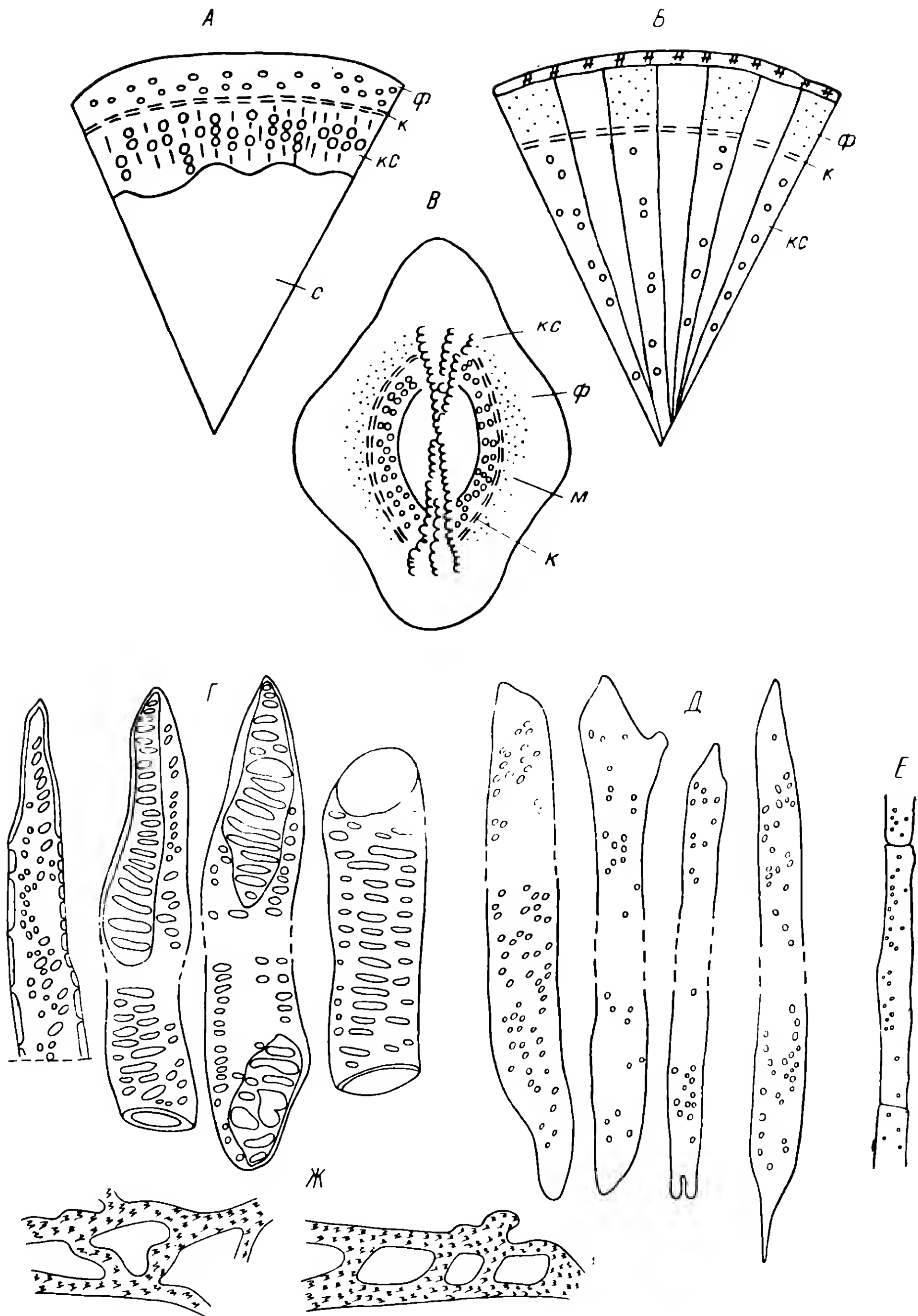


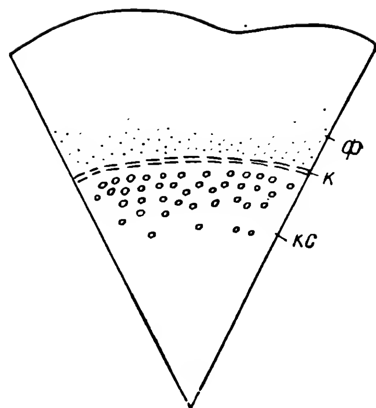
Рис. 3. *Canarina canariensis.*

А — схема поперечного среза стебля; *Б* — схема поперечного среза корня; *В* — схема узла верхней части стебля; *Г* — элементы ксилемы, членики сосудов; *Д* — волокнистые трахеиды; *Е* — тяжевая паренхима; *Ж* — система млечников на продольном срезе стебля. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Древесина канарины состоит из сосудов, сосудистых и своеобразных широких волокнистых трахеид и тяжевой паренхимы (рис. 3, *Г—Е*). Сосудистые трахеиды достигают 800 мкм длины и 20—50 мкм ширины. Типы сосудов здесь разнообразны. Наиболее длинные членики сосудов достигают 700—800 мкм при среднем диаметре 20—50 мкм, имеют лестничную перфорационную пластинку с 2 или 7 перекладинами и всегда оканчиваются длинными клювами. Сосуды с более короткими члениками

Рис. 4. *Ostrowskia magnifica.*

Схема поперечного среза основания стебля. Обозначения те же, что и на рис. 1.



обычно имеют простые перфорации на косых стенках. Самые короткие сосуды, которые одновременно и самые широкие, содержат простые перфорации на горизонтальных или слегка косых стенках. В мацерированном материале можно различить членики сосудов переходного типа, имеющие разную перфорацию на разных концах. Межсосудистая поровость лестничная супротивная, редко очередная. На поперечном срезе сосуды разбросаны одиночно, иногда объединены по 2 или в цепочки по 5—7. Просветы узкие, очертания их округлые. Основная масса ксилемы образована волокнистыми трахеидами. Среди них есть как широкопросветные (90 мкм) со сравнительно тонкими оболочками, с рядами крупных овальных пор, так и узкопросветные (20—50 мкм) со щелевидными порами, разбросанными в беспорядке. Окаймление пор слабое. Тяжевая паренхима скудная, вазицентрическая. Радиальных лучей нет.

На поперечном срезе корня трехлетнего растения видно, что основной запасающей тканью является ксилема, которая занимает почти всю площадь среза, а оставшаяся часть представлена вторичной флоэмой и узким слоем коровой паренхимы (рис. 3, *Б*). Сосуды расположены радиальными рядами одиночно или в группах по 2—3; оболочки сосудов одревесневают. Остальные элементы ксилемы тонкостенные. Ксилема и луб разделены на узкие полосы широкими радиальными лучами, клетки которых очень крупные и сильно вытянутые в радиальном направлении. Во вторичной флоэме расположены млечники (рис. 3, *Ж*).

Жизненная форма *Canarina canariensis* имеет много общего с жизненной формой *Ostrowskia magnifica.* Этот вид монотипного рода *Ostrowskia* является палеоэндемиком юга Средней Азии и Северного Афганистана, где встречается на склонах гор, обычно среди кустарников. Семена собраны на склонах Варзобского ущелья Гиссарского хребта в 1967 г. В первый год после посева у растения имеются только семядоли на длинных черешках, появляющиеся на 20—30-й день. Семядоли зеленые в течение 2 месяцев, а затем засыхают. Гипокотиль и верхняя часть стержневого корня формируют клубень, на котором во время вегетации образуются эфемерные тонкие корни. Побег второго года удлиненный, с 2—3 парами супротивных листьев, вырастает из верхушечной почки, а в последующие годы побеги возникают из пазушных почек, расположенных в базальной части побега текущего года. На нижней, но надземной части стебля *Ostrowskia* обычно имеется 2—3 пары низовых чешуевидных листьев, что вообще характерно для подземных частей побегов растений. *Ostrowskia magnifica* вегетирует в природе только ранней весной, а к середине лета заканчивает плодоношение и засыхает. Этот ритм сохраняется и в искусственных условиях даже в оранжерее при постоянном поливе. Рост побега проходит исключительно быстро.

В междоузлии шестилетнего растения вторичная ксилема и флоэма развиты слабо. Сердцевина и первичная кора, напротив, развиты сильно (рис. 4). Проводящие ткани не сомкнуты в кольцо. Межпучковый камбий есть, но делится, видимо, медленно, образуя в основном элементы вторичной флоэмы. Перицикл и эндодерма не выражены. В области первичной флоэмы расположены млечники.

Древесина стебля содержит только спиральные и кольчатые сосуды, никаких других одревесневших элементов не обнаружено.

Основной запасающей тканью корня является ксилема, занимающая почти всю площадь поперечного среза. Клетки ее заполнены инулином. Немногочисленные сосуды разбросаны одиночно или в группах по 2—3 и образуют радиальные ряды. Ксилема и флоэма разбиты на полоски широкими радиальными лучами. Во вторичной флоэме расположены млечники.

Platycodon grandiflorus также является травянистым растением с моноциклическими побегами. Ареал его охватывает юг Дальнего Востока, Северо-Западный Китай, Японию, п-ов Корея. Растет на лугах, скалистых склонах, среди кустарников.

Всходы появляются через 2—4 недели после посева. Проростки имеют развитый эпикотиль и удлиненные междоузлия. В первый год растения достигают 10—20 см. Стержневой корень и гипокотиль утолщаются. Почки возобновления формируются на гипокотиле и в базальной части побега текущего года. Цветут обычно трехлетние растения, но в редких случаях зацветают более молодые экземпляры.

На поперечном срезе стебля восьмилетнего растения кольцо вторичной ксилемы и флоэмы занимает меньше половины поверхности среза (рис. 5, *А*). Толщина коровой паренхимы значительная, но наибольшую площадь занимает сердцевина. Проводящий цилиндр окружен эндодермой, кольцом механических тканей, 7—10 рядами клеток коровой паренхимы и однослойной эпидермой. Система млечников расположена в области первичной флоэмы.

Древесина состоит из сосудов, немногочисленных сосудистых трахеид и волокнистых трахеид, составляющих основную массу ксилемы (рис. 5, *Б*). Волокнистые трахеиды имеют веретеновидную форму, концы их с вильчатыми окончаниями. Диаметр трахеид колеблется от 15 до 40 мкм. Сосудистые трахеиды также имеют веретеновидную форму, достигают длины 700—800 при диаметре 20—30 мкм. Поровость лестничного или супротивного типов. Поры овальные, окаймление пор очень слабое. Типы сосудов разнообразны: есть сосуды с длинными члениками 600—700 мкм при 20—40 мкм ширины и короткие — 200—400 мкм длины и 30—50 мкм ширины. У первых — перфорационные пластинки лестничные, концы часто в виде клювиков; у вторых — перфорации простые, расположены на косых и очень косых стенках. Есть также сосуды с члениками переходного типа, соединяющие черты сосудистой трахеиды и сосуда с лестничной перфорационной пластинкой или простой перфорацией. Их длина может варьировать от 500—700, а диаметр — от 20—50 мкм. Межсосудистая поровость у них тоже супротивная, реже лестничная. Окаймление пор слабое. Сосуды расположены или одиночно, или соединены по 2, а чаще образуют радиальные цепочки по 3—5. Радиальных лучей нет.

На поперечном срезе корня видно, что запасающая ткань в основном представлена паренхиматизированной ксилемой и флоэмой. Эти клетки заполнены инулином. Сосуды немногочисленные, одиночные или соединены по 2—3. У корня в отличие от стебля радиальные лучи имеются (рис. 5, *В*).

Следующий объект исследования относится к роду *Cyananthus*, который отличается от других представителей *Campanulaceae* наличием верхней завязи. Ареал рода включает Гималаи и Юго-Западный Китай. Чаще всего эти растения встречаются на скалистых местах. Семена *C. microphyllus* получены из Ботанического сада Университета Осло.

Всходы появляются на 20—28-й день после посева. Проростки имеют развитый эпикотиль и побег с удлиненными междоузлиями. Первые листья обычно супротивные или в трехчленной мутовке, а после 5—6-го междоузлия листорасположение становится очередным. В первый год осенью побег засыхает в вегетативном состоянии. Почки возобновления закладываются в базальной части побега текущего года.

На поперечном срезе побега двулетнего растения ширина сплошного кольца ксилемы и флоэмы приблизительно равна радиусу сердцевины.

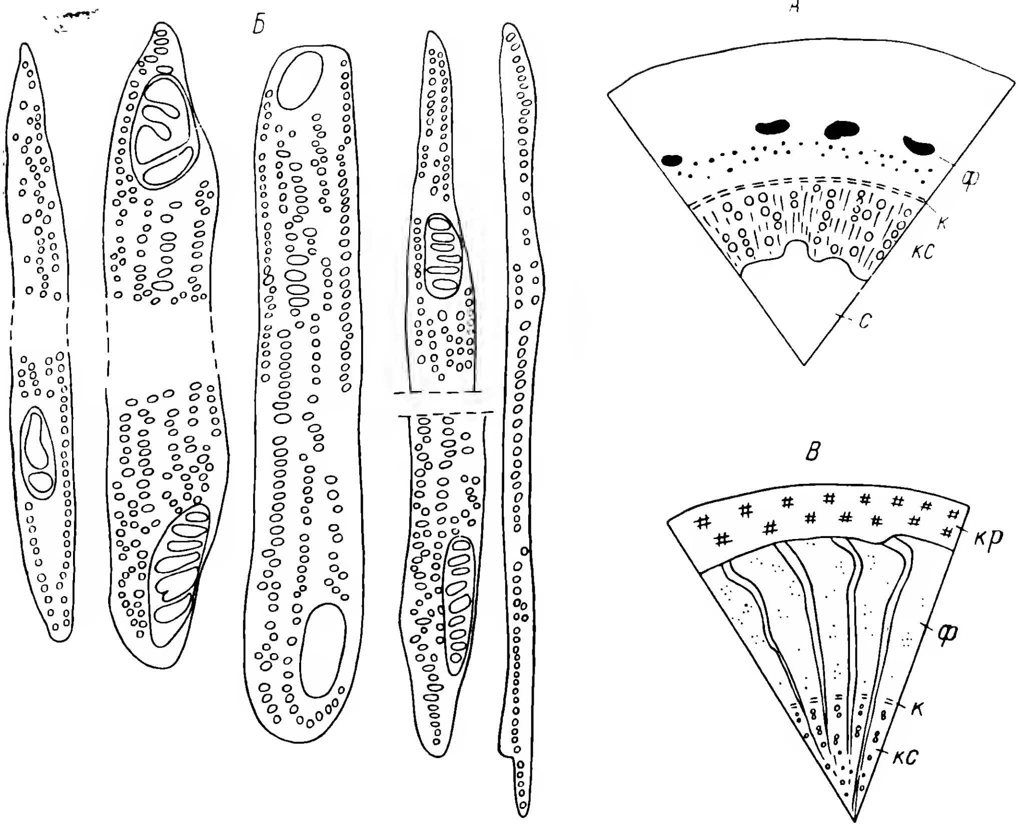


Рис. 5. *Platycodon grandiflorus.*

А — схема поперечного среза основания стебля, *Б* — трахеальные элементы ксилемы, *В* — схема поперечного среза корня.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Проводящий цилиндр окружен перициклом с угловатыми клетками, имеющими слегка одревесневшие стенки. Клетки эндодермы вытянуты в тангентальном направлении. За нею расположены 3—5 рядов клеток коровой паренхимы и однослойная эпидерма. Толщина коры примерно равна радиусу сердцевины (рис. 6, *А*).

Древесина состоит из сосудов, сосудистых и волокнистых трахеид (рис. 6, *Б*). Сосудистые трахеиды веретеновидной формы, длина их от 300 до 600, а ширина 10—20 мкм. Поровость супротивная, окаймление пор слабое. Членики сосудов могут быть длинными и узкими или короткими и широкими. Размеры их по длине от 150 до 600, а по ширине — от 15—40 мкм. Перфорации простые, стенки горизонтальные, но редко могут быть с одной-двумя перекладинами на косых стенках. Кроме того, иногда встречаются членики переходного типа, имеющие трахеидоподобный конец с клювиком. Межсосудистая поровость супротивная. Поры крупные, вытянутые или овальные. Окаймление их слабое. На поперечном срезе сосуды располагаются цепочками по 3—5, попарно или одиночно. Основная масса ксилемы составлена из широких волокнистых трахеид, имеющих веретеновидную форму, часто с вильчато расщепленными концами. Боковые поры крупные овальные и узкие щелевидные. Настоящего либриформа нет. Древесинная паренхима отсутствует.

Корень слабо утолщен. Основной запасающей тканью является вторичная флоэма. Ее клетки заполнены инулином. Радиальных лучей нет.

Среди объектов исследования было несколько видов типового рода *Campanula*: *C. aucheri*, *C. chamissonis*, *C. glomerata*, *C. kemulariae*, *C. lasiocarpa*, *C. latifolia*, *C. patula*, *C. persicifolia*, *C. rotundifolia*. Характер

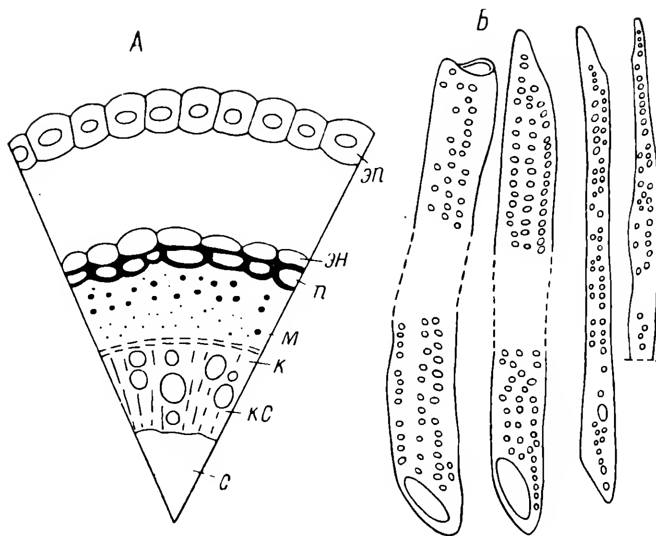


Рис. 6. *Cyananthus microphyllus.*

А — схема поперечного среза основания стебля, *Б* — трахеальные элементы ксилемы. *эп* — эпидерма, *эн* — эндодерма, *п* — перицикл; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

прорастания и тип проростков явились предметом специального исследования (Шулькина, 1974). Все эти виды на первых этапах онтогенеза развивают розетку листьев. В дальнейшем во взрослом состоянии у одних растений побеги сменяются ежегодно, у других главный побег многолетний (Шулькина, 1977), поэтому исследовались как однолетние, так и многолетние побеги взрослых цветущих растений. Так, у *C. aucheri* анатомировался десятилетний побег, у *C. glomerata* — трехлетний, у *C. persicifolia* — двулетний, у *C. rotundifolia* и *C. patula* — однолетние побеги.

Строение стелы оказалось схожим у всех видов — это всегда сплошное кольцо ксилемы и флоэмы. Сердцевина обычно занимает значительную часть площади среза. У большинства исследованных видов колокольчиков сердцевина разрушается к концу вегетации и стебель полый (*C. rotundifolia*, *C. latifolia*, *C. aucheri* и др.). Сосуды расположены одиночно или в радиальных цепочках по 2—3—5, просветы узкие. Длина члеников сосудов разная; перфорации простые, на косых и горизонтальных стенках. Основная масса ксилемы состоит из волокнистых трахеид. Тяжевая паренхима скудная. У некоторых видов с многолетними побегами (*C. aucheri*) сильно развита коровая паренхима, которую подстилает мощная прослойка механических тканей.

Узел у всех видов колокольчиков однопучковый, однолакунный.

Таким образом, нами исследовано анатомическое строение осевых органов 15 видов из 6 родов *Campanulaceae*, представленных различными жизненными формами — канделябровидным карликовым деревцом, кустарником, различными многолетними (клубневые гемиэфемероиды, растения с моноциклическими и полициклическими побегами) и двулетними травами.

Анализ полученных данных позволяет прийти к следующим выводам. Несмотря на все многообразие морфологических структур в семействе, основные анатомические черты строения стебля сходны у всех исследованных видов: вторичная ксилема и вторичная флоэма всегда образуют сплошное кольцо уже вблизи верхушки стебля. Исключение составляет строение *Ostrowskia magnifica*. Узел у всех исследованных видов однопучковый, однолакунный. Анатомическая структура у разных родов имеет свои специфические признаки, но это всегда варианты одного плана строения, вне зависимости от того, какую жизненную форму имеет вид. Проведенное исследование подтверждает характеристику анатомического

строения видов *Campanulaceae*, составленную C. Metcalfe и L. Chalk (1950), и дополняют ее примерами новых видов и родов. Данные по строению стебля в отдельных случаях являются новыми.

Довольно неожиданным оказалось строение трахеальных элементов у исследованных растений. Прежде всего длина члеников сосудов часто превышает цифры средних величин (200—600 мкм), указанные C. Metcalfe и L. Chalk (1950) для двудольных растений. Затем у целого ряда видов обнаружены сосуды с лестничными перфорационными пластинками. Ранее такие сосуды в сем. *Campanulaceae* были отмечены только у *Platycodon grandiflorus* (Metcalfe, Chalk, 1950). Теперь они найдены у *Canarina canariensis*, *Musschia wollastonii*, *M. aurea*. Все три растения имеют разные жизненные формы: *Canarina* — гемиэфемероид, *M. wollastonii* — карликовое деревцо, *M. aurea* — кустарник, а упомянутый *Platycodon* — стержнекорневой травянистый многолетник с моноциклическими побегами. Следовательно, данные факты противоречат двум правилам, установленным А. А. Яценко-Хмелевским (1948) и А. А. Яценко-Хмелевским и М. С. Гзырян (1954). Авторы утверждали, что у олигоксильных семейств примитивные признаки обычно обнаруживаются в древесине древесных представителей этого семейства. В данном исследовании примитивные черты (в частности, лестничная перфорация сосудов) найдены у видов разных жизненных форм. Второе правило устанавливало корреляцию между преобладанием травянистого типа в семействе и наличием у его представителей только простой перфорации сосудов. Травянистые жизненные формы явно преобладают в сем. *Campanulaceae*, однако у целого ряда видов этого олигоксильного семейства найдены сосуды с лестничными перфорационными пластинками. Подобное исключение из правила отмечалось уже и самими авторами и касалось представителей сем. *Pentaphragmataceae*, включаемого часто в сем. *Campanulaceae* s. l. В древесине *Pentaphragma* были обнаружены сосуды с лестничными перфорационными пластинками (наряду с другими примитивными признаками), что позволило Яценко-Хмелевскому и Гзырян (1954) отнести древесину *Pentaphragma* ко второму, примитивному типу, согласно их классификации.

Самое большое разнообразие трахеальных элементов отмечено для *Canarina canariensis*, у которой имеются сосудистые трахеиды, сосуды из длинных члеников с лестничной перфорацией, сосуды из более коротких члеников с простой перфорацией на косых стенках и сосуды из коротких широких члеников с простой перфорацией на горизонтальных или слегка косых стенках. Таким образом, здесь одновременно можно видеть сосуды как примитивного, так и подвинутого типов.

В статье Sh. Carlquist (1969) подробно разобрано анатомическое строение стебля различных представителей лобелиевых — группы близкого родства с колокольчиковыми. Приведенные нами данные позволяют сравнить строение стебля у обеих групп, выявив при этом черты сходства и различия. У некоторых розеточных древесных лобелий Carlquist находил лестничные перфорационные пластинки, но перегородки у них были неодинаковыми, и он квалифицировал их как ложнолестничные. Среди колокольчиковых тоже имеются розеточные деревца (*Azorina vidalii* и *Musschia wollastonii*), но сосуды с лестничными перфорационными пластинками были обнаружены только у одного вида — *Musschia wollastonii*, а кроме этого, у целого ряда травянистых видов. У лобелиевых, кроме того, Carlquist не отмечал наличия сосудистых трахеид, а у исследованных колокольчиковых они есть. В то же время многие другие признаки анатомической структуры лобелиевых и колокольчиковых идентичны. К ним относятся, например, расположение сосудов. Как у лобелиевых, так и колокольчиковых сосуды почти всегда разбросаны одиночно, или соединены по два, или образуют короткие радиальные ряды. Лучи, как правило, гетерогенные. Следует отметить, однако, что у исследованных колокольчиковых лучи в стебле обнаружены только у некоторых видов, а в корнях они встречены чаще, чем в стебле.

Отдельные роды имеют специфические черты строения. Так, например, у *Platycodon* в области перицикла корня расположены группы склеренхимных клеток с толстыми сильно одревесневающими оболочками. У *Musschia* стебель отличается мощным развитием вторичных проводящих тканей, хорошо развитой пробкой. У *Canarina* в стебле нет никаких склеренхимных элементов. У *Cyananthus* в стебле слабо древеснеют все клетки перицикла. Наибольшие отличия наблюдаются в строении *Ostrowskia magnifica*. У этого растения чрезвычайно слабо развиты вторичная ксилема и флоэма, причиной чего, по-видимому, является исключительно быстрый весенний рост стебля в высоту. Строение корня у *Ostrowskia* и у *Canarina* почти идентично. У обоих видов запасающей тканью корня служит ксилемная паренхима; радиальные лучи очень широкие. У остальных видов запасающей тканью в корне является флоэмная паренхима. Одревеснение имеется как у многолетних побегов, так и у однолетних побегов двулетних растений.

Наличие целого ряда примитивных признаков позволяет отнести древесину исследованных видов к пятому или даже к четвертому типам системы, предложенной Яценко-Хмелевским и Гзырян (1954). Это свидетельствует о том, что у подвинутого сем. *Campanulaceae* сохранились многие примитивные черты строения древесины.

Несомненно, что предок семейства должен был обладать рядом примитивных черт, отмеченных выше, во всяком случае у предковой формы были однопучковый однолакунный узел, сплошное кольцо вторичной ксилемы и флоэмы, сосуды с лестничной перфорацией. Эти примитивные черты обнаружены у видов разных жизненных форм: у карликового деревца, кустарника и у различных трав, поэтому анатомические данные не дают возможности принять какую-либо из этих ныне существующих жизненных форм колокольчиковых как исходную. Синтетическая модель жизненной формы, наделенная наиболее примитивными признаками, может быть построена только на основе всесторонних исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К., Т. В. Шулькина. **1976**. Морфологическое и анатомическое строение древовидного растения *Azorina vidalii* Feer (*Campanula vidalii* Wats.). В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М.

Пирогов В. С. **1963**. Строение корней и подземных стеблей некоторых скальных колокольчиков Центрального Кавказа. Зап. Центр.-Кавказ. отд. ВБО, 1.

Шулькина Т. В. **1974**. Морфология проростков у представителей рода *Campanula* L. флоры СССР. Бот. ж., 59, 3. — **1977**. Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. Бот. ж., 62, 8. — **1978**. Жизненные формы в семействе *Campanulaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией. Бот. ж., 63, 2.

Яценко-Хмелевский А. А. **1948**. Принципы систематики древесин. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 5.

Яценко-Хмелевский А. А., М. С. Гзырян. **1954**. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных. Вопросы ботаники, 2.

Carlquist Sh. **1969**. Wood anatomy of *Lobelioideae* (*Campanulaceae*). Biotropica, 1 (2).

Erdtman G., C. R. Metcalfe. **1963**. Affinities of certain genera incertae sedis suggested by pollen morphology and vegetative anatomy. Kew Bull., 17, 2.

Metcalfe C. R., L. Chalk. **1950**. Anatomy of the dicotyledons, 2. Clarendon Press. Oxford.

Napp-Zinn K. **1974**. Anatomie des Blattes, 2. Blattanatomie der Angiospermen. Berlin.

Shönland S. 1889. *Campanulaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VII 1979.

—

SUMMARY

The anatomical structure of the stem of 15 members of the family *Campanulaceae* representing different genera and life forms have been studied: *Musschia wollastonii* — a small tree, *Musschia aurea* — a shrub, *Canarina canariensis* — a lianoid geophyte, *Ostrowskia magnifica* — a geophyte, *Platycodon grandiflorus* — a taproot perennial, *Cyananthus microphyllus* — a perennial, and 9 species of the type genus *Campanula* of the biennial and perennial herbaceous plants. In spite of the morphological diversity the basic anatomical characters of all the studied species were found to be similar. The secondary phloem and xylem usually form the continuous ring. In the species of different life forms there were found vessels with the scalariform perforation plates (*Canarina canariensis*, *Musschia aurea*, *M. wollastonii*, *Platycodon grandiflorus*). Along side with the vessels of the primitive type *Canarina canariensis* has vessels of the intermediate and advanced types.

Undoubtedly the continuous ring of the conducting tissue and vessels with the scalariform perforation plates have been characteristic of the ancestor of the family.

УДК 581.3 : 581.331.2 : 582.975

О. П. Камелина, К. С. Малдыбекова

РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА И ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У *VALERIANA PHU (VALERIANACEAE)*

O. P. KAMELINA, K. S. MALDYBEKOVA. THE DEVELOPMENT OF THE ANTHER AND POLLEN GRAINS OF *VALERIANA PHU (VALERIANACEAE)*

У исследованного представителя сем. *Valerianaceae Valeriana phu* пыльники 4-гнездные, стенка формируется центробежно по типу двудольных, состоит из четырех слоев. Тапетум клеточный, многоядерный с реорганизацией в ложный периплазмодий. Многие процессы и структуры в развитии пыльника в сем. *Valerianaceae* идентичны таковым в сем. *Dipsacaceae*, что еще раз говорит о близком родстве этих семейств.

В сводках по сравнительной эмбриологии покрытосемянных K. Schnarf (1931) и G. Davis (1966) имеется краткая эмбриологическая характеристика сем. *Valerianaceae*. Анализ приведенных в сводках работ, на основании которых эта характеристика составлена, показывает, что работ этих немного, бо́льшая их часть содержит фрагментарные сведения, а эмбриология семейства валериановых исследовалась в основном в конце прошлого и первой половине нынешнего веков.

Из упомянутых в сводках литературных источников наиболее ценными являются монография E. Asplund (1920), в которой достаточно полно представлены результаты исследования представителей 5 родов сем. *Valerianaceae*, и работы по изучению эмбриогенеза у *Valerianella* и *Centranthus* (Souèges, 1923, 1941).

В последующие годы сем. *Valerianaceae* не привлекало внимания эмбриологов, и лишь в 1958 г. была опубликована статья M. Skalińska (1958) с результатами исследования кариологической дифференциации тапетума у *Valeriana officinalis*. Вышедшие в свет в последние годы работы Е. В. Шугаевой (1972, 1979), посвященные изучению на экспериментальном материале нарушений микроспорогенеза у полиплоидов *V. nitida* и мужской стерильности у *V. officinalis*, также содержат краткие эмбриологические сведения.

При первом же знакомстве с эмбриологией сем. *Valerianaceae* выясняется, что это семейство может представлять для эмбриолога значительный интерес благодаря наличию зеленых зародышей (Яковлев, Жукова, 1973), нерегулярного типа эмбриогенеза (Souèges, 1941), который отдельные авторы склонны рассматривать как особый Valerianad-тип (Babis, 1976), и периплазмодия в пыльниках (Juel, 1915; Asplund, 1920; Skalińska, 1958) и др. Именно последнее явление и привлекло наше внимание.

Эмбриологическое исследование *V. phu* было фрагментарно проведено ранее одним из авторов статьи (Камелина, 1977) для уточнения отдельных эмбриологических процессов в сем. *Valerianaceae* при составлении сравнительной таблицы эмбриологических признаков семейств порядка *Dipsacales*. Несмотря на то что этот вид исследовался Asplund (1920), мы провели детальное изучение развития пыльника *V. phu*, так как в его монографии имеется лишь обобщенное описание этого процесса для всех изученных им видов, которое, к сожалению, очень мало иллюстрировано.

Основные процессы развития мужских генеративных структур у *V. phu* мы сравнили с таковыми в наиболее близкородственном сем. *Dipsacaceae.*

Материал и методика

Исследовался один вид рода *Valeriana* — *V. phu* — валериана садовая. Ранее он широко культивировался в Европе и имел большое лекарственное значение (Уткин, 1931).

V. phu — крупное многолетнее растение до 2 м высотой, с простым гладким стеблем, длинночерешчатыми простыми цельнокрайными эллиптическими прикорневыми и непарноперистыми стеблевыми листьями; соцветие головчатое, из мелких белых цветков; семянка продолговато-яйцевидная, слегка волосистая.

Материал собран в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, где в условиях интродукции на альпийских горках *V. phu* ежегодно цветет и плодоносит. Материал фиксировали смесью FAA, его обработку производили по общепринятой методике. Толщина микротомных срезов — 8—12 мкм. Препараты окрашивали кислым фуксином по Фёльгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху или алциановым синим и процноновыми красителями по Иванову и Литинской.

Результаты исследования

В цветке *V. phu*, как и у остальных видов этого рода, развивается три 4-гнездных пыльника, гнезда их объединены попарно в две теки, раскрывающиеся продольно.

Развитие пыльника *V. phu* прослежено довольно детально, начиная с наиболее ранней фазы, когда будущее его гнездо представляет собой недифференцированную меристему, и до полной зрелости пыльника (до его вскрытия).

Развитие стенки пыльника. Дифференциация меристемы приводит к тому, что в каждом бугорке, будущем гнезде пыльника, активным остается субэпидермальный слой клеток, в то время как глубже лежащие клетки теряют характер меристемы. Это хорошо заметно: субэпидермальный слой образует клетки с более густой цитоплазмой и несколько более крупными ядрами. Эти клетки и становятся археспориальными (рис. 1, *1*).

Периклинальные деления в клетках археспория приводят к образованию первичного париетального слоя, отчленившегося кнаружи, и спорогенного — вовнутрь. В спорогенном слое деления (митозы) проходят раньше, чем в первичном париетальном, поэтому к моменту деления последнего спорогенные клетки уже располагаются двумя рядами (рис. 1, *2*). Первичный париетальный слой в результате периклинальных делений образует тапетум и вторичный париетальный слой (рис. 1, *3*), который в свою очередь, делясь периклинально, образует эндотеций и средний слой (рис. 1, *4*; *2*, *1* — см. вклейку). Этим и завершается формирование наружной стенки пыльника, которое происходит центробежно по типу двудольных (Davis, 1966). Периклинальных делений в слоях стенки больше не наблюдается, клетки делятся лишь антиклинально во время роста пыльника, до начала дифференциации каждого слоя.

Таким образом, сформированная стенка молодого пыльника у *V. phu* состоит из четырех слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума (рис. 1, *4*; 2, *1*), что характерно для всего сем. *Valerianaceae* (Asplund, 1920).

Проследим дальнейшее развитие стенки пыльника и каждого ее слоя в отдельности.

Тапетум у исследуемого вида развивается своеобразно. По происхождению он гетерогенен: наружный тапетум является производным первичного париетального слоя (рис. 1, *3*), а внутренний дифференцируется из клеток связника, примыкающих непосредственно к спороген-

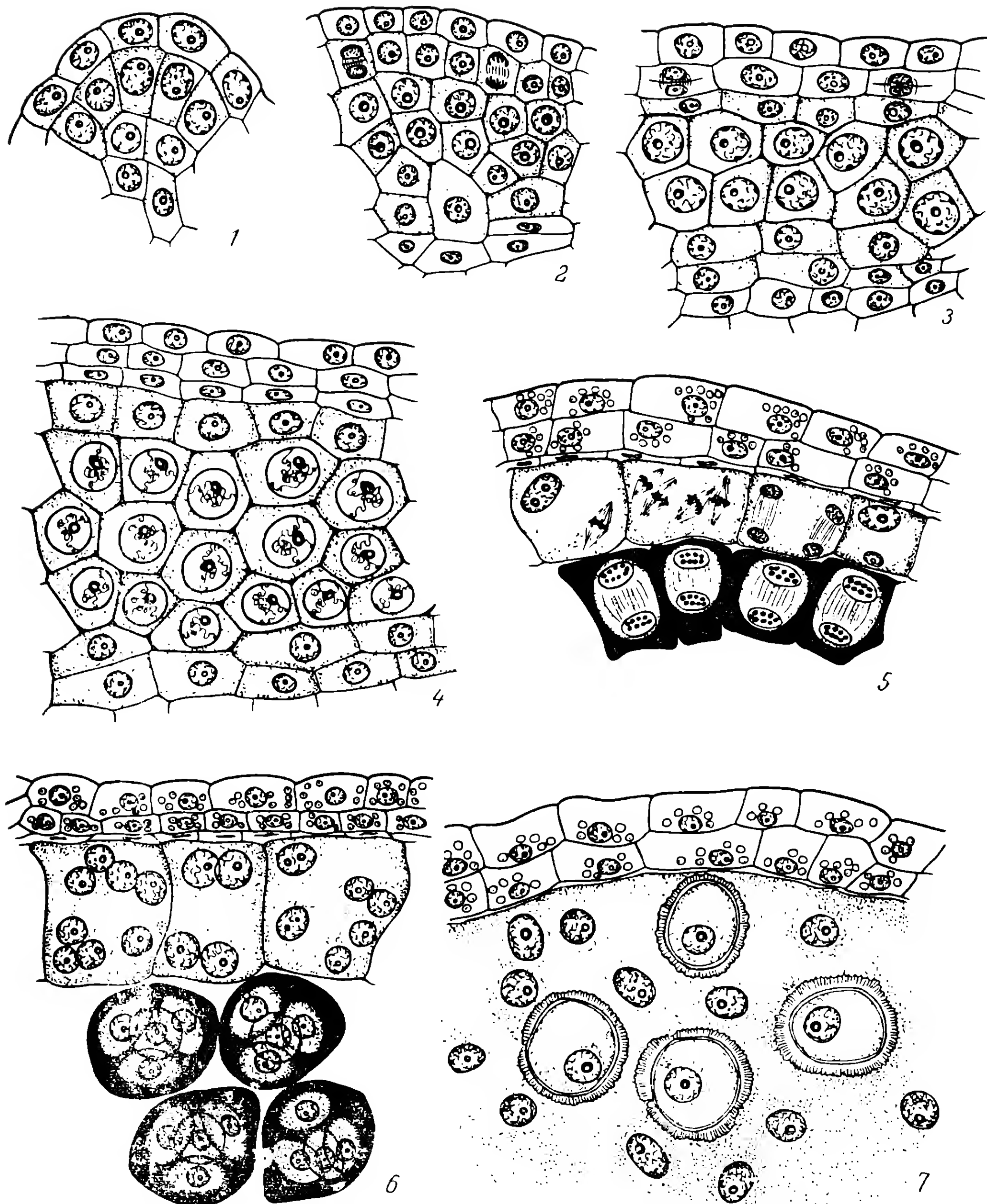


Рис. 1. Развитие стенки пыльника, микроспорогенез и микрогаметогенез у *Valeriana phu.*

1 — дифференциация археспория; *2—3* — последовательные стадии развития стенки пыльника и спорогенной ткани. Внутренний тапетум дифференцирован уже на ранней стадии *2* еще до образования наружного тапетума; *4* — сформированная стенка пыльника; материнские клетки микроспор, начало дифференциации наружного тапетума; *5* — I деление мейоза материнских клеток микроспор, клетки окружены каллозой; митозы в тапетуме; средний слой дегенерирует; в эпидерме и эндотеции — крахмальные зерна; *6* — стадия тетрад микроспор; многоядерные клетки в тапетуме; *7* — стадия вакуолизации одноядерных микроспор; однородная масса периплазмодия заполняет все пространство пыльцевого гнезда (ложный периплазмодий); *8* — двуклеточные пыльцевые зерна; дегенерация ядер периплазмодия; лизис цитоплазмы, которая становится «пенистой»; утолщение стенок в эндотеции; *9* — участок зрелого пыльника с трехклеточной пыльцой; *10* — зрелый пыльник; сплошной линией показан фиброзный слой (*1*, *9*, *10* — поперечные, *2—8* - продольные срезы).

ному слою, причем дифференциация внутреннего тапетума происходит сразу же после образования спорогенных клеток, еще до начала деления первичного париетального слоя, т. е. до момента появления наружного тапетума (рис. 1, *2*). Гетерогенность тапетума сопровождается и его гетероморфностью: с наружной стороны он состоит из одного слоя, а с внут-

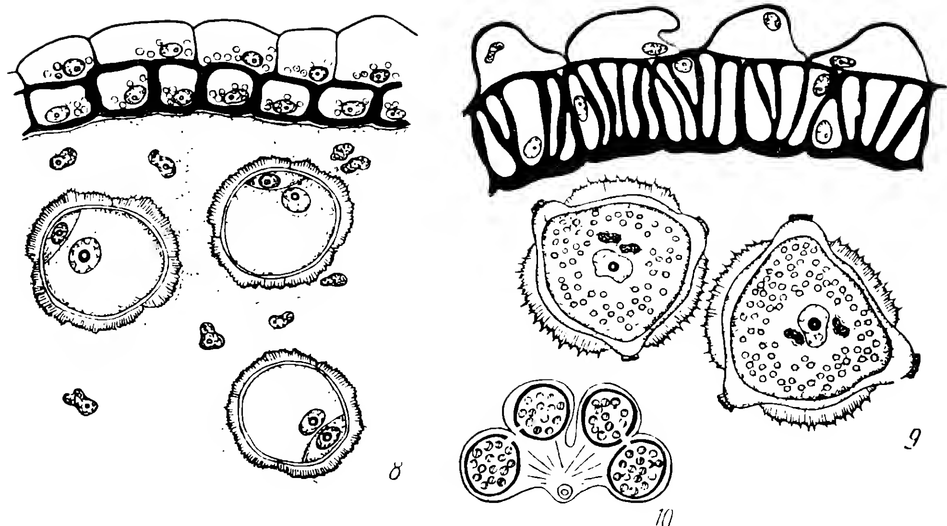


Рис. 1 (*продолжение*).

ренней — из двух (рис. 1, *2—4*; 2, *1—3*). К началу мейоза в материнских клетках микроспор клетки тапетума, особенно наружного, значительно увеличиваются в размерах и вакуолизируются. Во время мейоза в материнских клетках микроспор ядра в тапетуме митотически делятся так, что к моменту образования тетрад микроспор в них проходит до трех митозов, причем кариокинез не сопровождается цитокинезом, и в результате тапетальные клетки становятся 4—8-ядерными ценоцитами (рис. 1, *5*, *6*; 2, *3*). Это явление детально описала M. Skalińska (1958) на примере *V. officinalis*. Как и у этого вида, у *V. phu* митозы в тапетуме проходят не синхронно, даже в одной и той же клетке (рис. 1, *5*), и не всегда их бывает три. В более крупных клетках, как правило, образуется до 8 ядер, в меньших — до 4, иногда 6, в то же время из-за задержки митозов отдельные ядра, не делясь, увеличивают свою плоидность, что сказывается и на их величине (рис. 1, *5*, *6*). Уже на стадии тетрад во внутреннем тапетуме начинают растворяться клеточные оболочки, но протопласты еще располагаются на своих прежних местах (рис. 2, *3*). В постенном слое тапетум находится и во время обособления микроспор. Но в дальнейшем и в наружном тапетуме оболочки постепенно растворяются и его протопласты, как и внутреннего, смешиваясь, проникают в пространство между микроспорами. На стадии вакуолизации одноядерных микроспор можно наблюдать совершенно однородную, густоплазменную массу периплазмодия с большим количеством ядер, равномерно заполнившую пыльцевое гнездо (рис. 1, *7*; 2, *4*). Так происходит реорганизация клеточного многоядерного тапетума в периплазмодий, который мы вслед за K. Carniel (1963) называем ложным (Камелина, 1977, 1978). По мере развития пыльцевых зерен в периплазмодии заметны изменения, связанные с его постепенным лизисом. На стадии двуклеточной пыльцы он становится вакуолизированным, «пенистым», количество ядер заметно уменьшается, а оставшиеся постепенно дегенерируют (рис. 1, *8*; 2, *5*). К моменту созревания пыльцевых зерен периплазмодий полностью лизируется, и в зрелом пыльнике его уже нет (рис. 1, *9*; 2, *6*).

Таким образом, у *V. phu*, как и у остальных видов сем. *Valerianaceae* (Juel, 1915; Asplund, 1920; Skalińska, 1958; Шугаева, 1979), тапетум реорганизуется в ложный периплазмодий и это является характерным признаком для всего семейства.

Правда, Asplund (1920) отмечал, что у *V. supina* периплазмодий не образуется, но, может быть, это связано с различными нарушениями или климатическими факторами, как это показано Е. В. Шугаевой на

примере других видов, когда стерилизация пыльников была обусловлена в том числе и отсутствием реорганизации тапетума.

Средний слой является производным вторичного париетального слоя (рис. 1, *3*, *4*), он эфемерен. Уже с началом мейоза в материнских клетках микроспор клетки слоя уплощаются, а ядра дегенерируют (рис. 1, *5*). К моменту образования тетрад микроспор он едва различим (рис. 1, *6*; 2, *3*), а затем полностью лизируется (рис. 1, *7*; 2, *4*, *5*).

Эндотеций также образуется в результате периклинальных делений вторичного париетального слоя (рис. 1, *3*, *4*). Он сохраняется на протяжении всего развития пыльника и претерпевает ряд изменений. На ранних стадиях в клетках эндотеция содержится значительное количество зерен крахмала (рис. 1, *5—8*; 2, *3*). К моменту образования генеративной клетки в пыльцевых зернах клетки эндотеция увеличиваются в размерах и стенки их заметно утолщаются (рис. 1, *8*), а ко времени образования спермиев в них появляются фиброзные утолщения. В зрелом пыльнике эндотеций представлен крупными клетками с фиброзными утолщениями (рис. 1, *9*), которые отсутствуют лишь в местах вскрытия гнезд. Гнезда окружены фиброзным слоем и с наружной, и с внутренней сторон (рис. 1, *10*; 2, *6*).

Эпидерма на протяжении развития пыльника заметно видоизменяется (рис. 1, *1—9*; 2, *1—3*, *6*). На ранних стадиях в ней, как и в эндотеции, имеется крахмал (рис. 1, *5—8*; 2, *3*). Ко времени появления утолщенных оболочек в эндотеции клетки эпидермы заметно увеличиваются (рис. 1, *8*), а затем становятся зубчатыми с утолщенной наружной оболочкой (рис. 1, *9*; 2, *6*). В зрелом пыльнике у *V. phu*, что, очевидно, свойственно и остальным видам сем. *Valerianaceae*, стенка пыльника двуслойная, состоит из эпидермы и фиброзного эндотеция.

Микроспорогенез. Как упоминалось выше, археспориальные клетки, делясь периклинально, продуцируют вовнутрь спорогенные. Последние митотически делятся периклинально или косыми перегородками, в результате чего число спорогенных клеток увеличивается и они располагаются двумя, а в отдельных местах тремя-четырьмя продольными рядами (рис. 1, *2—4*; 2, *1*, *2*). На поперечном срезе спорогенная ткань серповидной или овальной формы (рис. 2, *2*). После прекращения митозов спорогенные клетки и их ядра заметно увеличиваются в размерах, преобразуясь в мейоциты — материнские клетки микроспор (рис. 1, *2—4*; 2, *1*, *2*). В течение профазы мейоза вокруг стенок мейоцитов постепенно накапливается каллоза, причем толщина каллозных оболочек неодинакова, клетки становятся не совсем правильной формы, с гребневидными углами (рис. 1, *5*). Мейоз протекает синхронно, т. е. одновременно во всех материнских клетках микроспор всего пыльника, и без отклонений. Образование микроспор происходит симультанно, тетрады в толстых каллозных оболочках, тетраэдрические (рис. 1, *6*; 2, *3*).

Развитие пыльцевого зерна. Микроспоры после разобщения из тетрад имеют небольшие размеры, густую цитоплазму и ядро в центре клетки. Затем клетка увеличивается, вакуолизируется, ядро перемещается к стенке (рис. 1, *7*; 2, *4*). В пристенном слое цитоплазмы ядро микроспоры делится, образуются линзовидная густоплазменная генеративная и крупная вакуолизированная вегетативная клетки (рис. 1, *8*). Затем генеративная клетка перемещается внутрь пыльцевого зерна, становится овальной и располагается вблизи от ядра вегетативной клетки, в которой к этому времени изменяется вакуолизация: вместо одной крупной вакуоли образуется несколько мелких. Здесь генеративная клетка и делится, образуя два спермия. В вегетативной клетке постепенно происходит накопление питательных веществ.

Спермии — это вначале две небольшие овальные клетки с округлыми ядрами, с хорошо различимыми ядрышками и с незначительным количеством цитоплазмы. В процессе созревания пыльцевого зерна они изменяются: их ядра сильно хроматизуются, ядрышко исчезает, цитоплазма обезвоживается и в зрелом пыльцевом зерне ее различить уже не уда-

ется. Зрелые пыльцевые зерна крупные, 3-клеточные; ядро вегетативной клетки располагается в центре, полностью фёльген-отрицательное, дегенерирующее; цитоплазма заполнена запасным белком. Рядом с ядром находятся спермии, ярко красящиеся по Фёльгену, овальные, «голые» (рис. 1, *9*).

Заключение

Сравнивая результаты исследования развития пыльника и пыльцевого зерна у представителя сем. *Valerianaceae* с таковыми в сем. *Dipsacaceae* (Камелина, Яковлев, 1976; Камелина, 1977), видим, что основные процессы у них протекают идентично, а образующиеся структуры сходны между собой. Это и формирование стенки пыльника центробежно по типу двудольных, и строение сформированной (4-слойная) и зрелой (двуслойная) стенки пыльника, характер образования фиброзных утолщений в эндотеции, симультанное образование микроспор, развитие пыльцевого зерна, 3-клеточные зрелые пыльцевые зерна.

Однако имеются и существенные различия. В первую очередь это касается тапетума. В его развитии можно наблюдать и одинаковые, и различные черты. У валерианы тапетум гетерогенный и гетероморфный: внутренний тапетум двуслойный, наружный — однослойный; такое строение его сохраняется до момента реорганизации. У ворсянковых тапетум также гетерогенен, но чрезвычайно однороден морфологически — и с наружной, и с внутренней сторон он однослойный. Как и у ворсянковых, у валериановых в клетках тапетума ядра делятся митотически и их число достигает в отдельных клетках восьми. После стадии тетрад тапетум у представителей обоих семейств реорганизуется, но способ реорганизации у них разный: у ворсянковых многоядерный клеточный тапетум реорганизуется в тапетальную ткань, заполняющую пыльцевое гнездо; у валериановых — в ложный периплазмодий. Второй отличительной чертой является структура спорогенной ткани. У ворсянковых она располагается одним рядом крупных клеток с характерными утолщениями в отдельных местах; у валериановых она многорядная.

Таким образом, детальное исследование развития мужских генеративных структур в дополнение к имеющимся литературным сведениям показало и подтвердило, что в сем. *Valerianaceae* — 4-гнездные пыльники, центробежное по типу двудольных образование стенки, сформированная она состоит из 4 слоев, а в зрелом пыльнике из двух; многоядерный клеточный тапетум, реорганизующийся в ложный периплазмодий; многорядная спорогенная ткань; симультанное образование микроспор и 3-клеточные пыльцевые зерна. Большое сходство в протекании основных процессов и идентичность многих структур в пыльниках *Valerianaceae* и *Dipsacaceae* еще раз подтверждают их близкое родство.

Но такие признаки, как строение спорогенной ткани и способ реорганизации тапетума, являются индивидуальными в обоих семействах.

ЛИТЕРАТУРА

Камелина О. П. **1977**. Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей сем. *Dipsacaceae* и сем. *Morinaceae*. Дис. Л. — **1978**. Тапетум ворсянковых (*Dipsacaceae*) и классификация типов тапетума у покрытосеменных. В кн.: Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО, Кишинев.

Камелина О. П., М. С. Яковлев. **1976**. Развитие пыльника и микрогаметогенез у представителей сем. *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Бот. ж., 61, 7.

Уткин Л. А. **1931**. Дикорастущие и культурные лекарственные растения Кавказа. Тр. Бюро по прикл. бот., ген. и сел., 25, 5.

Шугаева Е. В. **1972**. Нарушение микроспорогенеза у экспериментальных полиплоидов валерианы блестящей. Генетика, 8, 7. — **1979**. Мужская стерильность у валерианы лекарственной *Valeriana officinalis* L. s. l. Генетика, 15, 1.

Яковлев М. С., Г. Я. Жукова. **1973**. Покрытосемянные растения с зеленым и бесцветным зародышем. Л.

Asplund E. **1920**. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Valerianaceen. Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handl., 61, 3.

B a b i s H. **1976**. Development of the embryo in some species of the genus *Delphinium* L. Acta Soc. Bot. Polon., 45, 1—2.
D a v i s G. **1966**. Systematic embryology of Angiosperms. New York.
C a r n i e l K. **1963**. Das Antherentapetum. Österr. Bot. Zeitschr., 110, 2/3.
J u e l H. O. **1915**. Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. Jahrb. Wiss. Bot., 56.
S c h n a r f K. **1931**. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin.
S k a l i ń s k a M. **1958**. Studies in the karyological differentiation of the tapetum in *Valeriana officinalis* L. Acta Biol. Cracov., ser. bot., 1.
S o u è g e s R. **1923**. Embryogénie des Valerianacées. Développement de l'embryon chez le *Valerianella olitoria*. C. R. Acad. Sci. Paris, 176. — **1941**. Embryogénie des Valerianacées. Développement de l'embryon chez le *Centranthus*. C. R. Acad. Sci. Paris, 212.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 X 1979.

SUMMARY

The anthers of *Valeriana phu* (*Valerianaceae*) are tetrathecal and their wall structure confirms the dicotyledonous type and consists of four layers: the epidermis, the endothecium, the middle layer and the multinuclear cellular tapetum, reorganizing into the false periplasmodium. The mature pollen grains are 3-celled. The identity of many processes and structures in the anther's development of *Valerianaceae* and *Dipsacaceae* proves their close affinity.

УДК 561

С. Г. Жилин

РАННЕПАЛЕОГЕНОВЫЙ ЗАПАДНОКАЗАХСТАНСКИЙ ВИД РОДА *COMPTONIA* — *C. CARAKULENSIS* (V. BARAN.) ZHIL. (*MYRICACEAE*)

S. G. ZHILIN. THE EARLY PALAEOGENE WEST KAZAKHSTANIAN SPECIES OF THE GENUS *COMPTONIA* — *C. CARAKULENSIS* (V. BARAN.) ZHIL. (*MYRICACEAE*)

Обосновываются самостоятельность и родовая принадлежность вида, описанного в 1954 г. В. И. Барановым под названием *Dryandra carakulensis* V. Baran. Осуществлена новая номенклатурная комбинация *Comptonia carakulensis* (V. Baran.) Zhil. Этот вид, существовавший в раннем палеогене Западного Казахстана, является связующим звеном между близкими к современной *C. peregrina* (L.) Coult. вымершими третичными видами *Comptonia* и меловыми представителями рода.

История рода *Comptonia* начинается с конца раннего мела. В это время возникла ветвь рода, наиболее ярко представленная в мелу закавказской сеноманской *C. yakovlevii* (Palib.) Takht. (линейные, очень узкие листья с большим количеством лопастей преимущественно треугольной формы), а в палеогене и миоцене — европейско-западноазиатской *C. dryandrifolia* Brongn. Эту ветвь, полностью вымершую к плиоцену, как и вторую, о которой речь пойдет ниже, я расцениваю в качестве подродов рода *Comptonia* (Жилин, 1980).

Ко второй ветви (подроду) *Comptonia* относятся единственный современный вид *C. peregrina* (L.) Coult. (Северная Америка) и очень близкие к нему вымершие виды, среди которых особенно хорошо известна *C. acutiloba* Brongn. (Европа и Западная Азия, поздний эоцен—поздний миоцен, по вполне достоверным данным), а также дальневосточные *C. yanagisawae* (Huz. et Suz.) Huz. (поздний эоцен), *C. naumannii* (Nath.) Krysht. (миоцен) и *C. kidoi* Endo (ранний плиоцен).

Очень интересной проблемой в изучении истории *Comptonia* является установление времени возникновения более молодой ветви рода (давшей начало современной *C. peregrina*) и ее связей с более древней (полностью вымершей) ветвью.

Анализируя ранне-среднепалеогеновые флоры Евразии, я давно обратил внимание на сходство с *Comptonia* раннеэоценовой *Dryandra carakulensis* V. Baran. (оз. Караколь, Актюбинская обл., Западный Казахстан). Но, руководствуясь лишь схематичными рисунками этого растения, опубликованными В. И. Барановым (1954, 1959), было трудно решить вопрос о самостоятельности вида и его родовой принадлежности. Поэтому я попросил автора *Dryandra carakulensis* прислать мне фотографии типа вида. В ответ я получил образец, который Баранов посчитал типом (лектотипом), а в сопроводительном письме (1966 г.) сообщил, что он считает это ископаемое растение обычной *Comptonia* (в соответствии с просьбой Баранова этот образец хранится теперь в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, обр. 1, колл. 1025). Жилкование второго порядка на присланном образце действительно указывало на принадлежность его к роду *Comptonia*, поэтому я согласился

с мнением Баранова и отнес типовой экземпляр *Dryandra carakulensis* к *Comptonia acutiloba* (Жилин, 1974, табл. 48, фиг. 4, 5; указание на то, что это тип *Dryandra carakulensis*, см. в подписи к таблице).

Позже Н. М. Макулбеков (1977а, б) опубликовал найденный им в том же местонахождении (оз. Караколь) образец прекрасной сохранности (см. рисунок, *1—3* — вклейка) — фрагмент средней части листа. Эта находка показала, что признак, который Макулбеков посчитал доказательством принадлежности к роду *Dryandra* (и отнес образец к *D. carakulensis*), является на самом деле признаком особого вида *Comptonia*. Имеется в виду разветвленность боковой жилки, входящей в верхушку лопасти.[1] Такая разветвленность наблюдается изредка у современной *C. peregrina*, а также у *C. acutiloba* (Жилин, 1980). Учитывая, что у меловой *C. yakovlevii* этот признак довольно обычен, можно предположить, что для современного вида он является атавистическим.

Находку Макулбекова можно считать весьма удачной и потому, что указанный образец представляет собой среднюю часть листа — именно в средней части листьев и современных, и ископаемых *Myricaceae* мы можем обнаружить диагностические признаки для различения видов. Основания же листьев и их верхушки у многих видов *Myricaceae* очень сходны. Поэтому встречаемые изолированно фрагменты ископаемых листьев *Myrica* или *Comptonia*, представленные лишь основанием или верхушкой, нельзя с полной уверенностью относить к определенному виду. Что же касается верхушки листа (Макулбеков, 1977а, табл. 2, фиг. 10; 1977б, табл. 36, фиг. 9), которая может показаться из-за притупленности признаком «дриандроидности», то внимательное изучение негатива, любезно предоставленного Н. М. Макулбековым, показало мне, что она разрушена. Условно я присоединяю этот образец к *Comptonia carakulensis*.

Еще один образец, который я отношу к *C. carakulensis*, Макулбеков (1977б, с. 129) определил как *Banksia myricifolia* Vassilevsk. Очевидно, для убедительности этого определения он поместил рядом два рисунка: образец из Караколя и тип *B. myricifolia* из Бадхыза. Видимо, зубчатость лопастей листьев обоих образцов показалась Макулбекову достаточной гарантией верности определения. Но у *Comptonia peregrina* зубцы на лопастях не такая уж редкость, а ископаемые третичные комптонии еще чаще имеют этот признак. Зубцы на лопастях часто встречаются у *C. naumannii*. Мне удалось обнаружить их не только на многих казахстанских и армянских экземплярах *C. acutiloba*, но даже на типовом образце этого вида — по увеличенной фотографии, любезно присланной из Праги Dr. Č. Bůžek. Необходимо также указать, что рисунок типа *B. myricifolia* скопирован в книге Макулбекова очень упрощенно: лист лишен характернейшей детали — плотной сетки жилкования третьего и четвертого порядков (ср. Василевская, 1957, с. 142, рис. 8; Макулбеков, 1977б, с. 129, рис. 28, *2*). К тому же и образец из Караколя нарисован в книге Макулбекова неточно, с преувеличением размера зубцов. Рисунки оказались очень сходными, но сравнение фотографий тех же образцов убедительно показывает, что бадхызский и каракольский образцы не относятся к одному виду и роду (ср. Василевская, 1957, табл. 1, фиг. 16; Макулбеков, 1977б, табл. 39, фиг. 3, 4). *Banksia myricifolia* из Бадхыза не имеет общих признаков с пред-

---

[1] Отличительным признаком рода *Dryandra* часто считают также треугольную форму лопастей листьев. Однако подобной же формы лопасти встречаются и у листьев *Comptonia peregrina* (см. рисунок, *5*). Более того, такие лопасти листьев (или листочков, или сегментов) мы обнаружим не только среди родов *Proteaceae* (*Banksia*, *Dryandra*), но и у *Rosaceae* (*Lyonothamnus*), у папоротников (*Stromatopteris*, *Asplenium* и *Matteucia*), у некоторых *Cycadaceae*. Диагностическими признаками листьев указанных растений следует считать не столько форму лопастей (и число их на лист), сколько особенности жилкования, свойственные каждому роду. В частности, у *Comptonia* лишь верхняя из вторичных жилок, входящих в лопасть, доходит до верхушки лопасти, а нижние, истончаясь, теряются на полпути. Боковые жилки у *Dryandra*, если они выражены, приблизительно равноценны по толщине. И если средняя из них доходит до верхушки лопасти, то верхняя и нижняя присоединяются к ней близ верхушки.

ставителями *Myricaceae* (и нет кстати доказательств принадлежности ее к *Proteaceae*), а каракольский образец — несомненная *Comptonia*.

В целом аргументация Макулбекова (1977а, б) в пользу отнесения мирикоидных в широком смысле листьев к *Proteaceae* очень хаотична и неубедительна. Например, что дадут палеоботанику сведения об относительной длине листьев современных *Comptonia peregrina*, *Dryandra formosa* R. Br. и *D. foliolata* R. Br., если амплитуда изменчивости длины листьев дриандр, по данным Макулбекова, больше таковой у современной комптонии? А в то же время легко установить по многочисленным публикациям, что размеры листьев третичной *Comptonia acutiloba*, несомненного представителя рода *Comptonia*, имеют еще бо́льшую амплитуду, чем приводимая Макулбековым для дриандр.

Я избавляю читателя от дальнейшей критики упомянутых публикаций Макулбекова и укажу только, что, характеризуя листья современных *Comptonia* и *Dryandra*, Макулбеков допускает столько неточностей, что его сравнительными таблицами, к сожалению, нельзя пользоваться.

В то же время ископаемый материал, опубликованный Макулбековым, представляет несомненную ценность. Обнародование его помогло мне понять вид, выделенный много лет назад Барановым. Я признателен Н. М. Макулбекову за предоставление негативов всех интересующих меня образцов, а также за возможность исследовать обр. 13 из коллекции 334, наиболее интересный из собранных им.

Убедившись в принадлежности *Dryandra carakulensis* к роду *Comptonia*, предлагаю следующую комбинацию.

Comptonia carakulensis (V. Baran.) Zhil. comb. nov. — *Dryandra carakulensis* V. Baran. 1954, Уч. зап. Казанск. унив. 114, 4, Бот.: 28, табл. 127, фиг. 4, табл. 128, фиг. 4, табл. 129, фиг. 3, 4, 9 (в объяснении к таблице — «caraculensis»); он же, 1953, ДАН СССР, 92, 5 : 1040, «karaculensis», sine descr. et icon; он же, 1959, Этапы разв. фл. и растит. в третичн. периоде на территории СССР: 75, рис. 22, 4; Макулбеков, 1977а, Мат. по истории фауны и фл. Казахст. 7 : 154, табл. 1, фиг. 1—3, 6, 13, табл. 2, фиг. 1, 2, 5, 7, 8, 10, табл. 3, фиг. 11, «karakulensis»; он же, 1977б, Палеоген. фл. Зап. Казахст. и Нижн. Поволжья: 123, табл. 24, фиг. 3, табл. 36, фиг. 1, 2, 5, 7—9, «karakulensis». — *Comptonia acutiloba* auct. non Brongn., Жилин, 1974, Третичн. фл. Устюрта: 40, табл. 48, фиг. 4, 5; Макулбеков, 1977б, l. c.: табл. 31, фиг. 6, 7. — *Banksia myricifolia* auct. non Vassilevsk., Макулбеков, 1977б, l. c.: 128, табл. 39, фиг. 3, 4. — см. рисунок, *1—4*.

Lectotypus: обр. 1, колл. 1025 (БИН АН СССР), из сборов Г. С. Трошина (Баранов, 1954, табл. 127, фиг. 4); предложен (по выбору Баранова) Жилиным (1974, табл. 48, фиг. 4, 5). Предложение лектотипа Макулбековым (1977а : 154; 1977б : 123) было поэтому излишним; этот образец (Б-202, колл. 344-Б, Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата), также происходящий из коллекции Трошина, изучавшийся Барановым при установлении вида, является синтипом (syntypus).

В публикациях Баранова (1953, 1954, 1959) имеется три варианта написания видового эпитета (carakulensis, caraculensis, karaculensis). Четвертый вариант (karakulensis) предложил в 1977 г. Макулбеков. Возможно, его транскрипция названия оз. Караколь более правильна, но правила транскрибирования меняются, а номенклатура должна оставаться стабильной, поэтому следует принять написание *carakulensis*, имеющееся в протологе вида при его действительном обнародовании (Баранов, 1954 : 28, табл. 127, фиг. 4, табл. 128, фиг. 4), написание же в объяснении к табл. 129 (Баранов, там же) считать опечаткой.

Диагностическими признаками *C. carakulensis*, не очень впрочем четкими, что характерно для всех вымерших видов *Comptonia*, можно считать следующие: 1) меньшая, чем у *C. acutiloba* и *C. naumannii*, изменчивость формы и величины лопастей листьев; 2) как правило, треугольная форма лопастей (для *C. acutiloba*, *C. naumannii* и *C. longirostris* Jarm. почти обязательной по крайней мере на срединных участках листьев является серповидная форма лопастей, особенно ярко выраженная у *C. longirostris*);

3) верхняя сторона лопасти значительно короче нижней; 4) лопасти в среднем крупнее, чем у *C. acutiloba* и *C. naumannii*; 5) очертание листа, судя по обр. 13 из колл. 334, было линейным, а не ланцетовидным, как у *C. acutiloba* и *C. naumannii*; 6) разветвленность вторичных жилок, входящих в верхушку лопастей, заметная лишь на отпечатках нижней стороны листа, каковым и является обр. 13 из колл. 334 (этот признак редок у *C. peregrina*, *C. acutiloba*, *C. naumannii*, но весьма обычен для *C. yakovlevii*).

Необходимо заметить, что одновременно с *C. carakulensis* в раннем палеогене Западного Казахстана существовала *C. dryandrifolia*, относящаяся к другой ветви рода *Comptonia*, совершенно угасшей в середине неогена. *C. dryandrifolia* весьма сходна с *C. yakovlevii* и четко отличима от группы комптоний, близкородственных современной *C. peregrina*. Важно подчеркнуть, что из видов этой последней группы лишь *C. carakulensis* имеет линейные листья, свойственные *C. dryandrifolia* и *C. yakovlevii*. Уяснению связей между указанными двумя группами комптоний очень помогла бы находка целых экземпляров листьев *C. carakulensis*.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В. И. **1953**. Новая ископаемая флора из третичных и верхнемеловых отложений западного склона Мугоджар. ДАН СССР, 95, 5. — **1954**. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Часть третья. Итоги изучения ископаемых третичных флор и проблема реликтов в современной растительности СССР. Уч. зап. Казанск. унив., 114, 4. — **1959**. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. М.

Василевская Н. Д. **1957**. Эоценовая флора Бадхыза в Туркмении. В кн.: Сборник памяти Африкана Николаевича Криштофовича. М.—Л.

Жилин С. Г. **1974**. Третичные флоры Устюрта. Л. — **1980**. Заметки по систематике ископаемых растений. *Myricaceae*. В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.

Макулбеков Н. М. **1977а**. О достоверности находки *Dryandra* в раннепалеогеновых флорах Мугоджар и Южного Урала. Мат. по истории фауны и флоры Казахстана, 7. — **1977б**. Палеогеновые флоры Западного Казахстана и Нижнего Поволжья. Алма-Ата.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 XI 1979.

SUMMARY

Comptonia peregrina (L.) Coult., the only modern species of the genus, inhabiting North America, together with some Tertiary species (*C. acutiloba* Brongn., *C. naumannii* (Nath.) Krysht., and some others) forms the evolutionary branch of the genus, which arose in the early Palaeogene, the most ancient representative (*Comptonia carakulensis* (V. Baran.) Zhil. comb. nov. (=*Dryandra carakulensis* V. Baranov, 1954)), which had been living in the Early Eocene in West Kazakhstan, beside usual characters of the branch also possessed a peculiar character of leaves. The latter (the linear, not lanceolate as in the other species of the branch, shape of a leaf) allowed *C. carakulensis* to be considered a connecting link between the modern species, *C. peregrina*, and the most ancient branch of the genus, which arose in the Cretaceous and became completely extinct by the early Pliocene. This branch is most pronouncedly represented by two species — *C. yakovlevii* (Palib.) Takht. (Cenomanian, Transcaucasia) and *C. dryandrifolia* Brongn. (Palaeogene and Neogene, Europe and West Asia). Both branches of the genus *Comptonia* are considered as subgenera in another paper of the author (Zhilin, 1980).

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.312.32/.38 : 511.1 (571.56+571.65)

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ АНЮЙСКОГО НАГОРЬЯ

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. CHROMOSOME NUMBERS AND TAXONOMY OF SOME SPECIES OF THE ANYUI MTS

Излагаются результаты исследования хромосомных чисел у 125 видов сосудистых растений. Приводятся новые числа хромосом для 10 видов. Впервые публикуются данные о числе хромосом у *Carex trautvetterana* — 2n=58, *Chenopodium karoi* — 2n=36, *Stellaria dahurica* — 2n=78. *Papaver anjuicum* — 2n=42, *Taraxacum hyparcticum* — 2n=40. Даются диагнозы двух новых таксонов — *Papaver pulvinatum* ssp. *interius* и *Chrysosplenium alternifolium* ssp. *arctomontanum*. Обсуждаются вновь выявленные случаи кариологической дифференциации у отдельных таксонов.

Вместе с группой сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР авторы принимали участие в ботаническом изучении арктических районов Северо-Востока СССР. В течение летних сезонов 1977 и 1978 гг. одним из авторов (В. В. Петровским) был собран материал для кариологических исследований. Как и в предыдущие годы, при сборе материала особое внимание уделялось видам, представляющим определенный таксономический интерес. Основная часть сборов была проведена в нескольких пунктах Анюйского нагорья, расположенных в северо-восточной части Нижнеколымского р-на Якутской АССР и в северной части Билибинского р-на Магаданской обл. Наиболее крупные серии фиксаций были проведены в 1977 г. в верховьях р. Кикуквеем (левый приток р. Погынден); в верховьях р. Лёльвергыргын (правый приток р. Погынден); в верховьях р. Канеливеем (левый приток р. Кытеп-Гуйтеньрывеем); в среднем течении р. Кытеп-Гуйтеньрывеем; [1] в верховьях р. Милькера. В 1978 г. фиксации проводились в двух пунктах: в среднем течении р. Люпвеем (правый приток р. Погынден) и в устье р. Сухарной (правый приток р. Колымы). Несколько фиксаций проведено на материале, собранном в сезоны 1972—1978 гг. в других пунктах, в частности в бассейне р. Тополевка 1-я (левый приток р. Малый Анюй), в бассейне р. Янранайвеем (правый приток р. Мачвavaам), а также в бассейнах рек Каменушки, Медвежки, Крестовой, Раучуа и др. Авторы выражают признательность Т. М. Королевой и Е. Ю. Норкиной, принимавшим участие в сборе и фиксации материала.

Цитологическая часть исследования выполнена П. Г. Жуковой. Постоянные препараты и гербарные образцы исследованных растений хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Результаты исследования хромосомных чисел у 125 видов растений представлены в таблице.

Впервые были определены числа хромосом у чукотских популяций *Carex macrogyna*, *Alyssum obovatum*, *Draba parvisiliquosa*, *Smelowskia alba*, *Thlaspi cochleariforme*, *Potentilla crantzii*, *Pachypleurum alpinum*, *Phlojodi-*

[1] В таблице этот пункт именуется «Река Кытеп».

Числа хромосом у исследованных видов растений

Название вида и номер образца		2n	Место сбора
Alopecurus alpinus Smith,	76-116	≈80	Р. Тополевка 1-я
A. glaucus Less.,	СГ-77-02	112	Р. Кытеп
Bromus arcticus Shear,	77-50	28	» »
B. pumpellianus Scribn.,	78-68	56	Р. Люпвеем
Calamagrostis deschampsioides Trin.,	78-122	28	Р. Сухарная
C. purpurascens R. Br.,	СГ-78-1970	42	Р. Тавремлян
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.,	77-32	26	Р. Канеливеем
	78-102	52	Р. Люпвеем
D. obensis Roshev.,	78-109	52 *	Р. Сухарная
Festuca brachyphylla Schult. et Schult. f.,	74-29	42	Руч. Ягодный
Leymus interior (Hult.) Tzvel.,	С-77-1879	28	Р. Кытеп
Poa alpigena (Blytt) Lindm. var. *col-*	77-40	42	Р. Лёльвергыргын
podea (Th. Fries) Scholand.,	78-110	56	Р. Сухарная
Puccinellia borealis Swall.,	СГ-72-200	42	Р. Медвежка-устье
Roegneria confusa (Roshev.) Nevski,	С-76-1702	28	Пос. Билибино
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.,	74-243T	28	Р. Крестовая-устье
	74-266T	28	Р. Раучуа-устье
Carex capillaris L.,	78-95	54	Р. Люпвеем
C. capitata L.,	78-88	50	»
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth,	С-77-1878	84	Р. Лёльвергыргын
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.,	77-103	54	Р. Кикукпеем
C. glareosa Wahlenb.,	78-124	64	Р. Сухарная
C. gynocrates Wormsk.,	78-103	70 *	Р. Люпвеем
C. macrogyna Turcz. ex Steud.,	78-77	48 *	» »
	78-78	48 *	» »
	78-91	48 *	» »
	78-98	48 *	» »
C. membranacea Hook.,	78-90	74	» »
C. norvegica Retz.,	78-66	54	» »
C. pediformis C. A. Mey.,	76-133	70	Р. Тополевка 1-я
C. podocarpa R. Br.,	77-11	64	Р. Кикукпеем
C. subspathacea Wormsk.,	78-123	80	Р. Сухарная
C. supina Wahlenb. ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.,	78-59	36	Р. Люпвеем
C. trautvetterana Kom.,	78-75	54, 56**	» »
	78-81	58 **	» »
C. vaginata Tausch,	78-94	32	» »
C. williamsii Britt.,	77-30	46	Р. Канеливеем
	77-102	46	Р. Кикукпеем
Kobresia sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.,	78-79	62 *	Р. Люпвеем
Juncus arcticus Willd.,	78-63	80	» »
Luzula nivalis (Laest.) Spreng.,	77-09	24	Р. Кикукпеем
Lloydia serotina (L.) Reichenb.,	С-76-1743	24	Пос. Билибино
Veratrum oxysepalum Turcz.,	78-111	80	Р. Сухарная
Salix arctica Pall.,	78-84	76	Р. Люпвеем
S. glauca L.,	77-105	76	Р. Кикукпеем
	78-65	114	Р. Люпвеем
S. polaris Wahlenb.,	77-13	114	Р. Кикукпеем
S. reptans Rupr.,	78-108	38	Р. Сухарная
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.,	78-99	76	Р. Люпвеем
S. sphenophylla A. Skvorts.,	77-101	38	Р. Кикукпеем
Betula extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.,	78-89	28	Р. Люпвеем
Polygonum laxmannii Lepech.,	С-77-1862	20	Р. Кытеп
Rumex graminifolius Lamb.,	78-112	14	Р. Сухарная
Chenopodium karoi (J. Murr) Aell.,	СГ-78-05	36 **	Мыс Крутая Дресва
Arenaria capillaris Poir.,	С-77-1867	22	Р. Кытеп
Dianthus repens Willd.,	73-62V	60	Пос. Илирней
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries)	СГ-73-216	48	» »
Tolm. et Kozh.,	СГ-74-218	48	Гора Дуга
G. angustiflora Rupr. ssp. *tenella*	СГ-76-20	48	Р. Тополевка 1-я
(Tolm.) Tolm. et Kozh.,	СГ-76-21	48	» » »
	76-1738	48	» » »

Название вида и номер образца		2n	Место сбора
Lychnis sibirica L. ssp. *samojedorum* Sambuk,	СГ-76-24	24	Р. Майнгы-Пауктуваам
Minuartia obtusiloba (Rydb.) Hause,	С-77-1844	26	Р. Канеливеем
M. rubella (Wahlenb.) Hiern,	СГ-77-61	24	» »
Stellaria ciliatosepala Trautv.,	77-04	78	Р. Кикуквеем
S. dahurica Willd. ex Schlecht.,	78-64	78 **	Р. Люпвеем
S. fischerana Sér.,	С-76-1683	26	Р. Тополевка 1-я
	76-98	26	Р. Мал. Кепервеем
	76-30	26	Р. Лёльвергыргын
	С-77-1851	26	» »
	СГ-77-63	26	Р. Кикуквеем
S. monantha Hult.,	78-67	52	Р. Люпвеем
Anemone sibirica L.,	74-30T	14	Руч. Ягодный
Pulsatilla nuttaliana (DC.) Bercht. et Presl ssp. *multifida* (G. Pritz.) Aich. et Schwegl.,	С-77-1866	16	Р. Лёльвергыргын
Ranunculus affinis R. Br.,	78-85	32	Р. Люпвеем
R. gmelinii DC.,	78-120	16	Р. Сухарная
R. gmelinii ssp. *purshii* (Richards.) Hult.,	77-41	32	Р. Лёльвергыргын
R. nivalis L.,	77-06	48	Р. Кикуквеем
Papaver anjuicum Tolm.,	78-82	42 **	Р. Люпвеем
P. lapponicum (Tolm.) Nordh.,	С-77-1861	42	Р. Янранайвеем
	СГ-77-08	42	Р. Кытеп
	СГ-77-10	42	Р. Канеливеем
	СГ-77-11	42	» »
P. microcarpum DC.,	С-77-1854	14	Р. Кикуквеем
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky,	СГ-76-03	70	Р. Тополевка 1-я
P. pulvinatum Tolm. ssp. *interius* Petrovsky,	СГ-75-108	28 **	Р. Каменушка
	77-42	28 **	Р. Кытеп
	СГ-77-06	28 **	» »
	СГ-77-09	28 **	» »
Corydalis arctica M. Pop.,	77-02	16	Р. Кикуквеем
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz.,	СГ-77-35	32	Р. Лёльвергыргын
	С-77-1838	32	» »
	С-77-1860	32	» »
	С-77-1840	32	Р. Канеливеем
Arabis umbrosa Turcz.,	СГ-77-34	16	Р. Кытеп
Barbarea orthoceras Ledeb.,	СГ-77-32	16	Р. Янранайвеем
Cardamine hyperborea O. E. Schulz,	74-10T	28	Р. Ягодный
Draba alpina L.,	СГ-77-48	64	Р. Кытеп
D. cinerea Adams,	СГ-76-06	48	Пос. Билибино
	СГ-77-42	48	Гора Прозрачная
D. fladnizensis Wulf.,	СГ-77-44	16	Р. Кытеп
D. hirta L.,	СГ-77-47	80	Р. Лёльвергыргын
D. juvenilis Kom.,	СГ-77-45	64	Р. Кытеп
D. kamtschatica (Ledeb.) N. Busch,	СГ-77-53	16	Р. Канеливеем
D. nivalis Liljebl.,	СГ-77-55	16	» »
D. parvisiliquosa Tolm.,	СГ-77-52	32	» »
D. pseudopilosa Pohle,	СГ-77-49	48	» »
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.,	СГ-77-1859	24	» »
	СГ-77-33	24	Р. Кытеп
Erysimum hieracifolium L.,	С-76-1676	48	Р. Тополевка [illegible]-я
	С-78-1963	48	Р. Тавремлян
Parrya nudicaulis (L.) Regel,	77-05	28	Р. Кикуквеем
	77-08	28	» »
Smelowskia alba (Pall.) Regel,	СГ-77-36	12	Р. Милькера
Thlaspi cochleariforme DC.,	СГ-77-38	84 *	» »
	СГ-77-39	84 *	» »
Chrysosplenium alternifolium L.,	77-26	48	» »
C. alternifolium ssp. *arctomontanum* Petrovsky,	77-35V	66 *	Р. Канеливеем
	77-19V	66 *	Р. Лёльвергыргын
	77-20V	66 *	» »
	77-51V	66 *	Р. Кытеп
	77-52V	66 *	» »
	77-104V	66 *	Р. Кикуквеем

Название вида и номер образца		2n	Место сбора
C. tetrandrum (Lund) Th. Fries,	78-119	24	Р. Сухарная
C. wrightii Franch. et Savat.,	77-49	24	Р. Кытеп
Saxifraga calycina Sternb.,	78-83	24	Р. Люпвеем
S. radiata Small,	78-117	26	Р. Сухарная
S. funstonii (Small) Fedde,	78-61	48 *	Р. Люпвеем
S. grandipetala (Engl. et Irmsch.) Losinsk.,	77-01	20	Р. Кикуквеем
S. hirculus L.,	78-104	32	Р. Люпвеем
S. oppositifolia L.,	78-92	56 *	» »
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky,	77-15	30	Р. Кикуквеем
S. nelsoniana D. Don,	78-118	84	Р. Сухарная
S. redowskyana Sternb.,	77-07	40	Р. Кикуквеем
S. hyperborea R. Br.,	77-03	26	» »
	СГ-75-1625	26	Р. Каменушка
Acomastylis rossii (R. Br.) Greene,	77-43	70	Р. Кытеп
Dryas grandis Juz.,	С-73-1352	18	Пос. Илирней
Novosieversia glacialis (Adams) F. Bolle,	С-77-1874	28	Р. Лёльвергыргын
Potentilla anachoretica Soják,	СГ-77-26	28	» »
	С-77-1846	28	» »
	С-77-1865	28	» »
	77-57	28	Р. Милькера
P. arenosa (Turcz.) Juz.,	СГ-77-27	28	Р. Канеливеем
	СГ-77-30	28	Гора Раздельная
	78-10	42	Р. Люпвеем
	СГ-78-13	49	Мыс Крутая Дресва
P. crebridens Juz.,	78-71	28	Р. Люпвеем
	СГ-77-28	28	Р. Канеливеем
	СГ-77-29	28	» »
P. jacutica Juz.,	С-77-1841	28	» »
	77-55	28	Р. Милькера
P. nivea L.,	78-72	28	Р. Люпвеем
	78-60	70	» »
P. nudicaulis Willd. ex Schlecht.,	СГ-73-34	28	Оз. Верхний Илирней
P. stipularis L.,	77-22	28	Р. Лёльвергыргын
	76-08	70 *	» »
Astragalus alpinus L. ssp. *alpinus*,	С-76-1675	32	Р. Тополевка 1-я
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.,	С-77 1869	14	Р. Лёльвергыргын
	С-77-1872	14	» »
Oxytropis leucantha (Pall.) Bunge,	78-97	96	Р. Люпвеем
O. ochotensis Bunge,	С-77-1863	64	Р. Канеливеем
	С-76-1669	64	Р. Тополевка 1-я
	С-76-1672	64	» » »
O. semiglobosa Jurtz.,	С-76-1670	16	» » »
O. tschuktschorum Jurtz.,	74-307Т	32	Р. Раучуа-устье
	С-77-1871	32	Р. Канеливеем
Pachypleurum alpinum Ledeb.,	С-77-1843	22	Р. Лёльвергыргын
	С-77-1901	22	» »
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex	76-66	84 *	» »
Fisch. et Mey.) Ledeb.,	С-77-1881	>80 *	» »
Primula borealis Duby,	78-86	18	Р. Люпвеем
Eritrichium sericeum (Lehm.) DC.,	78-74	28	» »
Castilleja rubra (Drob.) Rebr.,	С-77-1856	24	Р. Янранайвеем
Pedicularis sudetica Willd.,	77-17	16	Р. Кикуквеем
Arnica iljinii (Maguire) Iljin,	СГ-77-1849	56	Р. Янранайвеем
Artemisia arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov,	77-12	36	Р. Кикуквеем
A. borealis Pall.,	78-73	36	Р. Люпвеем
A. glomerata Ledeb.,	С-76-1681	18	Р. Тополевка 1-я
Saussurea schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd.,	С-77-1835	36	Р. Кытеп
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.,	77-111Т	48	Руч. Ягодный
Taraxacum hyparcticum Dahlst.,	78-100	40 **	Р. Люпвеем

* Данная хромосомная раса отмечена у таксона впервые.
** Число хромосом определено у таксона впервые.

carpus villosus и др. Нашими исследованиями выявлены новые кариологические расы у 10 видов.

Два исследованных образца, несомненно принадлежащие к *Deschampsia borealis*, оказались соответственно диплоидным и тетраплоидным растениями. Их макроморфологические отличия весьма незначительны и могут рассматриваться как фенотипические. 26-хромосомное растение, росшее в полосе стока на щебнисто-суглинистом субстрате, имеет сравнительно мягкие листья и рыхлые листовые влагалища, в то время как у 52-хромосомного экземпляра *D. borealis*, собранного также в полосе стока (но на известняковом субстрате), довольно жесткие свернутые листья и плотные листовые влагалища. Общий габитус и генеративные органы обоих типов растений мало отличаются, однако жестколистные 52-хромосомные образцы наиболее близки к аналогичным растениям *D. borealis* с о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1978), тогда как 26-хромосомные образцы гораздо ближе к *D. borealis* из континентальных районов Чукотки и северной Якутии.

Впервые обнаружены 52-хромосомные растения у *Deschampsia obensis*. Прежние определения числа хромосом у этого вида выявили 2n=42 и 2n > 44 (Жукова, Петровский, 1975). Кариологическая раса с 2n=70 обнаружена у *Carex gynocrates*. До сих пор у этого вида отмечались растения с 2n=48 и 2n=50 (A. Löve, D. Löve, 1975; Юрцев, Жукова, 1978).

Новое число хромосом 2n=48 выявлено в локальной популяции *Carex macrogyna* — кальцефильного вида, обычно приуроченного к выходам известьсодержащих пород и поэтому имеющего очень расчлененный ареал. Единственное определение числа хромосом у *C. macrogyna*, сделанное ранее, является приблизительным (2n≈32, Крогулевич, 1972), но вполне возможно, что у *C. macrogyna* существует две хромосомных расы с 2n=32 и 2n=48.

Впервые публикуется число хромосом у *Carex trautvetterana* — 2n=58. Анюйская популяция этого вида представляет крайнее северо-восточное местонахождение, отстоящее на многие сотни километров от основной части ареала. Несколько ранее аналогичное число хромосом было найдено нами у *C. trautvetterana* в восточной Якутии.

Дважды у растений *Carex williamsii* в нашем районе было определено 2n=46 — число, уже обнаруженное раньше у этого вида в других районах Чукотки (Юрцев, Жукова, 1978; Жукова, 1980) и сильно отличающееся от данных, приведенных ранее зарубежными исследователями (Löve et al., 1957).

У *Kobresia sibirica* отмечены растения, имеющие 2n=62, тогда как прежде были известны только растения с 2n=58.

Впервые определено число хромосом у *Stellaria dahurica* — 2n=78. Несомненное близкое родство этого вида со *S. ciliatosepala* выражается не только во внешнем сходстве растений двух названных видов, но и в сходстве кариотипов. Очень возможно, что оба вида являются генетически неизолированными расами крупного агрегатного таксона, включающего также *S. peduncularis* Bunge и другие близкие виды.

Среди растений, относимых нами к *Ranunculus gmelinii* s. l., вновь оказались диплоидные и тетраплоидные образцы. Диплоидная раса представлена небольшими сухопутными растениями с мелкими матово-желтыми цветками, а тетраплоидные растения — прибрежно-водными, вдвое крупнее диплоидных, с большими лоснящимися желтыми цветками. Диплоидные растения слабо опушены, тетраплоидные — не имеют опушения. По комплексу признаков тетраплоидная раса вполне соответствует описанию и изображению *R. gmelinii* ssp. *purshii*, данным E. Hultén (1944, 1968).

Впервые в чукотских популяциях *Draba hirta* отмечены растения с 2n=80. Это довольно крупные образцы с длинной многоцветковой кистью, с узкими продолговатыми плодами на относительно длинных плодоножках. Неоднократно у растений такого типа нами определялось 2n=64. Аналогичная кариологическая дифференциация у *D. hirta* отмечена и в Арктической Америке (Mulligan, 1970).

Додекаплоидная раса с 2n=84, по-видимому, составляет основу локальных анюйских популяций *Thlaspi cochleariforme*. У ранее исследованных нами растений этого вида на Таймыре было определено 2n=56 (Жукова и др., 1973).

Октоплоидные таймырские растения *Th. cochleariforme* внешне ничем не отличаются от западночукотских.

Низкое число хромосом — 2n=48 в третий раз отмечено у *Saxifraga funstonii* (Жукова, Петровский, 1977). Исследованные образцы — небольшие растения с относительно мелкими зеленовато-желтыми цветками на невысоких, но довольно многочисленных цветоносах. И в Анюйском нагорье, и особенно в восточных районах Чукотки обычны более рослые крупноцветковые формы *Saxifraga funstonii*, у которых к тому же числа хромосом, как правило, более высокие. Возможно, что исследованные нами экземпляры относятся к изолированной расе, приуроченной к району выходов известьсодержащих пород. Это кажется тем более вероятным, что ранее на близлежащей территории — в бассейне р. Ергувеем — были найдены растения *S. funstonii* с 2n=28 (Жукова, 1969; Жукова, Петровский, 1971). 28-хромосомный образец в цитируемых выше работах был определен как *Saxifraga firma*, а это наименование, как известно, является более поздним синонимом *S. funstonii*. Таким образом, в Анюйском нагорье обнаружены хромосомные расы *S. funstonii*, имеющие самые низкие числа хромосом.

Новое, ранее не отмечавшееся число хромосом 2n=56 оказалось у растений *Saxifraga oppositifolia*, произраставших на выходах палеозойских пород в долине р. Люпвеем.

На сравнительно небольшой территории нами обнаружено три кариологических расы агрегатного вида *Potentilla arenosa* с 2n=28, 42 и 49. Будучи совершенно сходными по всем диагностическим признакам тетраплоидные, гексаплоидные и септаплоидные растения отличаются лишь размерами: стебли, листья, цветки и семена у 42-хромосомных образцов заметно крупнее, нежели у 28-хромосомных, а у 49-хромосомных образцов все части растений еще крупнее. Так, средняя длина верхнего листочка базальных листьев составляет у тетраплоидов — 10—12, у гексаплоидов — 20—25, у септаплоидов — 25—30 мм. Поперечник чашечки при плодоношении соответственно составляет 6—8, 7—9 и 8—10 мм, высота плодоносящих растений соответственно варьирует в пределах 15—25, 20—30 и 35—45 см.

Декаплоидная раса *Potentilla stipularis* с 2n=70 представлена серией растений, отличающихся от тетраплоидных более широкими листочками.

Новое число хромосом — 2n=84 встречено в анюйской популяции *Phlojodicarpus villosus*. У растений этого вида ранее было отмечено 2n=48 (Гурзенков, Горовой, 1971).

2n=40 оказалось у серии образцов, отнесенных нами к *Taraxacum hyparcticum*. Эти растения отличаются от типовой формы, имеющей (по описанию) беловатые или светло-кремовые цветки, лимонно-желтой окраской венчиков, присущей *T. phymatocarpum* J. Vahl. Однако от этого последнего вида исследованные нами растения отличаются более крупными размерами и значительной рассеченностью листьев, напоминающей таковую у растений *T. arcticum* (Trautv.) Dahlst.

В процессе исследования привлекла внимание своеобразная форма мака, встречавшаяся в северной и северо-западной частях Анюйского нагорья. Обликом эти растения очень напоминают образцы *Papaver nudicaule* L. ssp. *gracile* Tolm. из Центральной Якутии (высокие и немногочисленные цветоносы, слабое опушение, удлиненные плоды). Однако значительное сходство они имеют также с наиболее крупными экземплярами арктического вида *P. pulvinatum* Tolm. Изучение гербарных коллекций маков из арктических районов СССР показало несомненное родство обнаруженной нами формы мака с *P. pulvinatum*. От большинства чукотских растений *P. pulvinatum* (ssp. *tschuktschorum* Tolm.) эта форма отличается более слабо рассеченными листовыми пластинками, слабым опушением

листьев и цветоносов, меньшими размерами цветков и удлиненными плодами. Относя обсуждаемую форму мака к *P. pulvinatum*, мы рассматриваем ее как локальную географическую расу, заслуживающую ранг подвида.

Papaver pulvinatum Tolm. ssp. interius Petrovsky ssp. nov. A subspecie typica — ssp. *pulvinatum* statura majore, foliis paucilobatis laxius pilosis, floribus minoribus et capsulis longioribus pubescentia pallidiore distinquitur, a subspecie proxima — ssp. *tschuktschorum* Tolm. caulibus paucis pilosiusculis, foliis paucilobatis et capsulis longiusculis differt.

Typus: Terra Tschuktschorum occidentalis, ad fl. Kytep-Gujtenjryveem, in declivibus collis, 17 VIII 1977, n° 77-44, V. Petrovsky (LE, cum 1 isotypo).

Этот подвид отмечен пока в немногих пунктах — главным образом в континентальных районах северо-востока Якутии (в бассейне р. Колымы) и на западе Чукотки (в Анюйском и Чукотском нагорьях). Растения, по всем признакам сходные с *P. pulvinatum* ssp. *interius*, обнаружены также на юге Чукотки — в Анадырском р-не. Сравнительно недавно U. Rändel (1977) описала новую разновидность мака из бассейна р. Анадырь — *P. microcarpum* DC. var. *xanthopetalum* Rändel — и процитировала под этим названием два образца, которые в действительности относятся к местной расе *Papaver pulvinatum*. Это растения из окрестностей пос. Снежное-на-Анадыре, собранные М. Н. Аврамчиком 10 VIII 1941 и 28 VII 1945. Если упомянутые желтоцветковые растения и имеют некоторое внешнее сходство с *P. microcarpum* DC. s. l., то третий цитированный образец (близ пос. Анадырь, фрагменты альпийских луговин, 15 VII 1951, № 185, В. Н. Андреев, А. Т. Реутт) не имеет ничего общего ни с *P. microcarpum*, ни с *P. pulvinatum*. Эти мелкоцветковые растения с темноопушенными плодами скорее всего относятся к местной расе *P. anjuicum* Tolm. Нам представляется весьма неудачным использование эпитета *xanthopetalum* для каких-либо разновидностей чукотских маков ввиду того, что этот эпитет ранее уже неоднократно применялся в номенклатуре рода *Papaver* и именно для растений Чукотско-Анадырского р-на. Первым, употребившим этот эпитет был E. Trautvetter (1878), выделивший разновидность *P. alpinum* L. var. *xanthopetalum* Trautv. среди маков, собранных Г. Майделем 13, 16 и 21 VI 1869 г. в бассейне р. Анадырь (на левых притоках реки и близ ее устья). Определенные таким образом растения, хранящиеся ныне в Гербарии БИН, представляют собой промежуточную расу, имеющую одновременно признаки *P. anjuicum* и *P. macounii* ssp. *discolor*.

В отличие от Траутфеттера F. Fedde (1909) рассматривал эту расу как подвид *P. nudicaule* ssp. *xanthopetalum* (Trautv.) Fedde. В. Л. Комаров, уловивший несомненное сходство растений, собранных Майделем и определенных Траутфеттером, с образцами тогда еще не известного во флоре СССР *P. macounii* ssp. *discolor* из окрестностей залива Провидения и залива Лаврентия, определял эти последние как *P. nudicaule* ssp. *xanthopetalum*. Еще позже А. И. Толмачев (1954) выделил желтоцветковую форму *P. ochotense* Tolm. f. *xanthopetaum* Tolm. Изучение образца, цитированного А. И. Толмачевым (побережье Гижигинской губы, мыс Матуга, 6 VIII 1914, В. Белоусов), показало, что эти растения относятся не к *P. ochotense*, а к *P. pulvinatum* ssp. *interius*.

Таким образом, исследованный нами подвид распространен в СССР по крайней мере от низовий р. Колымы и побережья Гижигинской губы на западе до среднего течения р. Анадырь на востоке. Очень возможно, что корреспондирующим аналогом нашего подвида в Северной Америке является сравнительно недавно описанный *P. nudicaule* L. ssp. *americanum* Rändel (Rändel, 1973), имеющий сходные эколого-морфологические характеристики и встречающийся во внутренних районах Аляски и Юкона.

Нам представилась возможность более тщательно изучить довольно многочисленную серию растений *Chrysosplenium alternifolium*, у которых было определено число хромосом 2n=66. Этот тип растений еще раньше

был отмечен нами как своеобразная горная раса *Ch. alternifolium* (Жукова, Петровский, 1977). Эта раса одновременно совмещает в себе признаки, присущие евразиатскому *Ch. alternifolium* и американским видам *Ch. iowense* Rydb. и *Ch. rosendahlii* Packer. Сохраняя в общем облике значительное сходство с североевропейскими формами *Ch. alternifolium*, растения, встречающиеся в Анюйском нагорье, в то же время своими плотными щитковидными соцветиями, окраской и размерами семян, пурпуровой окраской части клеток более напоминают американский арктический вид *Ch. rosendahlii*, встречающийся в Азии на о. Врангеля. Отдельные, наиболее крупные образцы с 2n=66, имеющие более желтую окраску околоцветника и более глубоко рассеченные прикорневые листья, весьма напоминают описание и изображение *Ch. iowense* (ср. Packer, 1963), распространенного в бореальной зоне Северной Америки. H. Hara — монограф рода *Chrysosplenium* — считает этот таксон лишь разновидностью *Ch. alternifolium* и помещает *Ch. iowense* в синонимы к *Ch. alternifolium* var. *sibiricum* Ser. (Hara, 1957). Очень краткая характеристика этой разновидности, приведенная De Candolle (1830), не дает отчетливого представления о характерных признаках таксона. Более подробное описание var. *sibiricum* мы находим у H. Hara (l. c.). Судя по этому описанию и цитированным экземплярам (в частности образцам из Восточной Сибири, хранящимся в Гербарии БИН), к этой разновидности относятся мелкие растения преимущественно с заболоченных равнинных территорий. Растения такого типа составляют заметное большинство среди гербарных образцов, собранных в евразиатской Арктике и в субарктических районах Сибири и Дальнего Востока. Рассматриваемая нами 66-хромосомная раса *Chrysosplenium alternifolium* отличается от var. *sibiricum* относительно бо́льшими размерами соцветия и отдельных цветков, сравнительно коротким цветоносом, округлой формой лопастей листа, более крупными семенами. Эта раса приурочена главным образом к горным арктическим и субарктическим районам Северо-Востока СССР и вряд ли может быть отождествлена с равнинным бореальным видом *Ch. iowense*.[2] Учитывая значительный ареал и эколого-морфологические особенности обсуждаемой расы, мы сочли возможным выделить ее в качестве подвида.

Chrysosplenium alternifolium L. ssp. arctomontanum Petrovsky ssp. nov. A subspecie typica — ssp. *alternifolium* caule, foliis et perigynio purpureo punctatis, foliis glabris vel laeviter pilosis, dentibus foliorum basalium et caulinorum rotundatis, inflorescentiis densioribus, stylibus brevioribus et seminibus majoribus differt.

Typus: Terra Tschuktschorum occidentalis, ad fl. Malyi Keperveem, ad nives, 6 VIII 1976, n° 76-90, V. Petrovsky (LE, cum 2 isotypo).

Наиболее обычные местообитания подвида — места долгого залеживания снега, днища ложбин, берега водотоков, питаемых холодными талыми водами. Растения этого типа встречаются, кроме Анюйского нагорья, также в хребте Черского и в северной части Верхоянского хребта (Хараулахские горы, Приморский кряж). Кроме того, можно предполагать произрастание данного подвида в Чукотском и Анадырском нагорьях. Отмечая заметный полиморфизм растений с Северо-Востока СССР, относимых к широко трактуемому *Ch. alternifolium*, мы присоединяемся к мнению, ранее высказанному J. Packer (1963), о том, что сибирские популяции этого вида весьма неоднородны и, возможно, некоторые из них представляют собой самостоятельные виды. К числу подобных таксонов, по-видимому, относится *Ch. saxatile* Khokhr., найденный в Колымском нагорье (Хохряков, 1973), и, возможно, представляющий собой форму, в свое время собранную А. Ф. Миддендорфом в бассейне р. Уян близ Охотского побережья и описанную в качестве разновидности *Ch. alternifolium* β. *fusco-pilosum* Trautv. et C. A. Mey. (Trautvetter, Meyer, 1856).[3]

---

[2] Гербарных образцов этого вида нам, к сожалению, видеть не удалось.
[3] Гербарных образцов *Ch. saxatile* мы не видели.

ЛИТЕРАТУРА

Г у р з е н к о в Н. Н., П. Г. Г о р о в о й. (1971). Числа хромосом *Umbelliferae* Дальнего Востока. Бот. ж., 56, 12. — Ж у к о в а П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. IV. Бот. ж., 54, 12. — Ж у к о в а П. Г. (1980). Числа хромосом у некоторых видов растений южной Чукотки. Бот. ж., 65, 1. — Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й. (1971). Хромосомные числа некоторых видов цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. Бот. ж., 62, 8. — Ж у к о в а П. Г., В. В. П е т р о в с к и й, Т. В. П л и е в а. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — К р о г у л е в и ч Р. Е. (1972). Роль полиплоидии в генезисе флоры. В кн.: Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск. — П е т р о в с к и й В. В., П. Г. Ж у к о в а. (1978). Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля. Бот. ж., 63, 9. — Т о л м а ч е в А. И. (1954). Заметка о *Papaver ochotense* Tolm. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, XVI. — Х о х р я к о в А. П. (1973). К флоре южной части Магаданской области. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 88. — Ю р ц е в Б. А., П. Г. Ж у к о в а. (1978). Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 8. — D e C a n d o l l e A. P. (1830). *Saxifragaceae*. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, 4. — F e d d e F. (1909). *Papaveraceae—Hypecoideae* et *Papaveroideae*. In: Engler. Das Pflanzenreich, 40 (IV, 104). — H a r a H. (1957). Synopsis of the genus *Chrysosplenium* L. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, 7. — H u l t é n E. (1944). Flora of Alaska and Yukon, 4. — H u l t é n E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. — L ö v e A., D. L ö v e. (1975). Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. — L ö v e A., D. L ö v e, M. R a y m o n d. (1957). Cytotaxonomy of *Carex* section *Capillares*. Canad. J. Bot., 35. — M u l l i g a n G. A. (1970). Cytotaxonomic studies of *Draba glabella* and its close allies in Canada and Alaska. Canad. J. Bot., 48. — P a c k e r J. G. (1963). The taxonomy of some North American species of *Chrysosplenium* L., section *Alternifolia* Franchet. Canad. J. Bot., 41. — R ä n d e l U. (1973). Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur der Gattung *Papaver* L. sectio *Scapiflora* Reichenb. (*Papaveraceae*). Feddes Repert., 84, 9—10. — R ä n d e l U. (1977). Über Sippen des subarktisch-arktischen Nordamericas, des Beringia — Gebiet und Nordost-Asien der Sektion *Lasyotrachyphylla* Berch. (*Papaveraceae*) und deren Beziehungen zueinander und zu Sippen anderer Arealteile der Sektion. Feddes Repert., 88, 7—8. — T r a u t v e t t e r E. R. (1878). Florae terrae Tschuktschorum. Acta Horti Petrop., 10. — T r a u t v e t t e r E. R., C. A. M e y e r. (1856). Florula ochotensis phaenogama. In: M i d d e n d o r f f A. T. Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens, 1, 2, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 IV 1979.

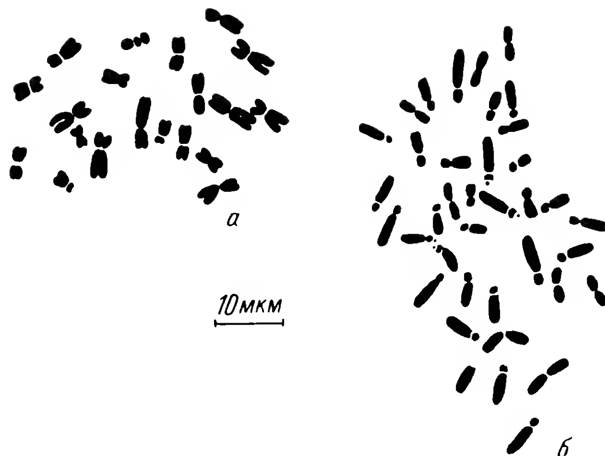
УДК 576.312.32/.38 : 511.1 (571.1/.5+571.61/.64)

И. М. Красноборов, Т. С. Ростовцева, С. А. Лигус

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ЮГА СИБИРИ И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

I. M. KRASNOBOROV, T. S. ROSTOVTZEVA, S. A. LIGUS. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME PLANT SPECIES OF SOUTH SIBERIA AND THE FAR EAST

Изучены числа хромосом у 74 видов высших растений флоры юга Сибири и Дальнего Востока. У 15 видов: *Silene graminifolia* (2n=24), *Alyssum obovatum* (2n=16), *Ribes hispidulum* (2n=16), *Chamaerhodos erecta* (2n=14), *Potentilla evestita* (2n=28), *Oxytropis tragacanthoides* (2n=16, 32), *Euphorbia tshuiensis* (2n=20), *Viola alexandrowiana* (2n=48), *V. dissecta* (2n=24), *Gentiana squarrosa* (2n=36), *G. uniflora* (2n=26), *Mertensia davurica* (2n=24), *Solanum kitagawae* (2n=24), *Pedicularis spicata* (2n=16), *Codonopsis lanceolata* (n=8) числа хромосом определены впервые. У представителя рода *Chamaerhodos* Bunge число хромосом установлено впервые. Новые числа хромосом найдены у *Dianthus versicolor* (2n=30), *Saxifraga punctata* (2n=32), *Spiraea media* (2n=36), *Astragalus adsurgens* (2n=16+2B), *Androsace maxima* (2n=20), *Dracocephalum imberbe* (n=7). У видов *Festuca pratensis* и *Astragalus adsurgens* обнаружены B-хромосомы.



Метафазные пластинки.

а — *Polygonatum odoratum*, 2n=20; *б* — *Sambucus sibirica*, 2n=38.

Нами изучены числа хромосом у 74 видов высших растений разных семейств флоры юга Сибири и Дальнего Востока.

Сбор материала в основном проводили в природных условиях. Собирали корешки, семена и бутоны. Диплоидные числа хромосом определяли в корешках проростков семян, выращенных в чашках Петри, а также взятых у растений в природе. Гаплоидные числа хромосом определяли в бутонах. Подробнее методика описана ранее (Ростовцева, 1976). Параллельно брали гербарные образцы. Сборы проведены И. М. Красноборовым и С. А. Лигус (Тувинская АССР, Алтайский край, окрестности г. Новосибирска), Т. С. Ростовцевой (Красноярский, Приморский, Хабаровский и Алтайский края, окрестности г. Новосибирска). Видовая принадлежность растений определена И. М. Красноборовым (Сибирь) и Е. Ф. Пеньковской (Дальний Восток). Гербарные образцы хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS). Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) даны в сокращении: ХЧЦР.

У *Festuca pratensis*[1] ранее были обнаружены В-хромосомы (ХЧЦР; Дмитриева и др., 1977). В нашем материале из Новосибирской обл. также имеются В-хромосомы: 2n=14+2B (см. таблицу).

Для *Veratrum nigrum* было известно лишь октоплоидное число хромосом, 2n=64, определенное на материале из европейской части СССР (ХЧЦР). У растений из Тувы впервые установлено диплоидное число 2n=16 (Ростовцева, 1977), как и у близкородственного дальневосточного вида *V. maackii* Regel. На Алтае нами обнаружено гаплоидное число n=8.

У *Polygonatum odoratum* 2n=20. Хромосомы крупные, от 3.25 до 7.12 мкм (см. рисунок, *а*). 1 пара акроцентрических, 3 пары метацентрических и 6 пар субметацентрических хромосом.

Число хромосом у *Rumex marschallianus* удалось определить лишь приблизительно — 2n≈18—20.

По имеющимся данным, у *Dianthus versicolor* 2n=90 (ХЧЦР). В нашем материале у растений из двух местообитаний Тувы найдено новое (диплоидное) число 2n=30, т. е. такое же, как у близкого среднеазиатского вида *D. turkestanicus* Preobr. (ХЧЦР).

У *Silene graminifolia* число хромосом 2n=24 определено впервые. Оно оказалось таким же, как у большинства видов рода, а также у близкородственных арктических и дальневосточных видов ряда *Graminifoliae* Schischk. (ХЧЦР).

[1] Названия видов даны по «Флоре СССР» с учетом «Свода дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Числа хромосом исследованных видов растений

Семейство и вид	Числа хромосом n	Числа хромосом 2n	Место сбора и № образца
Poaceae			
Festuca pratensis Huds.		14+2B	Окр. г. Новосибирска, Академгородок, у дороги в Ботанический сад
		14	Там же
Alliaceae			
Allium altaicum Pall.	8		Алтайский край, Кош-Агачский р-н, окр. пос. Курай, 2400 м над ур. м., мелкощебнистые осыпи по южному склону хребта
Liliaceae			
Veratrum nigrum L.	8		Алтайский край, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, лиственничное редколесье по южному склону хребта
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce		20	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха, сосновый лес
Orchidaceae			
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.		40	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, 1500 м над ур. м., разнотравно-полевицевый луг
Polygonaceae			
Rumex marschallianus Reichenb.		≈18—20	Тувинская АССР, Западный Саян, окр. оз. Кара-Холь, по берегу мелководного озера, в степи, 1500 м над ур. м., № 57
R. thyrsiflorus Fingerh.		≈15	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, луговая степь, 950 м над ур. м., № 56
Caryophyllaceae			
Arenaria meyeri Fenzl		≈30	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, в 32 км от г. Чадана, каменистая степь
Dianthus versicolor Fisch. ex Link		30	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, р. Кара-Адыр (правый приток р. Чадан), основание южного склона долины из щебенки хлористых сланцев
		30	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, степь по южному склону хребта
Gypsophila altissima L.	17		Алтайский край, Улаганский р-н, дорога на Усть-Улаган, в 12 км от пос. Акташ
Melandrium album (Mill.) Garcke		24	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, по дороге в разнотравно-луговой степи, № 507
Silene graminifolia Otth		24	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, каменистая степь по южному склону хребта
S. nutans L.		24	Окр. г. Новосибирска, Академгородок, в редком лесу, в окрестности Ботанического сада
S. repens Patrin		≈40—48	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, в 32 км от г. Чадана по тракту на Хандагайты, галечниковый берег р. Улуг-Хондергей

Семейство и вид	Числа хромосом n	Числа хромосом 2n	Место сбора и № образца
Fumariaceae			
Corydalis sibirica (L. f.) Pers.		≈12—14	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, в 32 км от г. Чадана, пойма, лес
Brassicaceae			
Alyssum desertorum Stapf		≈29—32	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, по дороге в разнотравно-луговой степи, № 711
A. obovatum (C. A. Mey.) Turcz.		16	Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, Цаган-Шибету, долина р. Шуй, 1300 м над ур. м., степь, № 66
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.		16	Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, Цаган-Шибету, долина р. Малый Ак-Хем, 1500 м над ур. м., заброшенная стоянка, № 65
Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl		≈14	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, по правому низкому берегу р. Малый Енисей, № 691
Macropodium nivale (Pall.) R.Br.	15		Алтайский край, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хр., 2400 м над ур. м., берег ручья
Grossulariaceae			
Ribes hispidulum (Jancz.) Pojark.		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, в 4 км вверх по р. Малый Енисей, окраина болота, № 586
		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бассейн р. Малый Енисей, верховья его правого притока — р. Копто, окр. бывш. прииска Копто, кустарниковые заросли по отвалу прииска, № 587
R. nigrum L.		16	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, 1900 м над ур. м., лиственнично-кедровый лес с субальпийским разнотравьем
Parnassiaceae			
Parnassia palustris L.		18	Красноярский край, берег р. Енисей, окр. с. Караул, тундра
Saxifragaceae			
Saxifraga punctata L.		32	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, верховье р. Кара-Адыр (правый приток р. Чадан), 1400 м над ур. м., на галечнике по тенистому берегу реки
Rosaceae			
Chamaerhodos erecta (L.) Bunge		14	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, верховья р. Кара-Адыр (бассейн р. Чадан), 1600 м над ур. м., скалы, № 75
		14	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, в 32 км от г. Чадана, 750 м над ур.м., песчаный берег реки, № 73
Cotoneaster uniflorus Bunge		34	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, в 30 км от г. Чадана, лиственничный лес на первой надпойменной террасе

Семейство и вид	Числа хромосом		Место сбора и № образца
	n	2n	
C. melanocarpus Fisch. ex Blytt		≈48—52	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
Dryas oxyodonta Juz.		18	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, Западный Танну-Ола, верховья правого притока р. Кара-Адыр, 1400 м над ур. м.
		18	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже
Potentilla argentea L.		≈28	Новосибирск, Академгородок, окр. Ботанического сада
P. evestita Th. Wolf		28	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, разнотравный луг
P. multifida L.		≈30	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, у дороги на пос. Сарыг-Сеп, редкий лиственничный лес в понижении, № 1000
P. norvegica L.		≈70	Новосибирск, Академгородок, окр. Ботанического сада
P. supina L.		42	Там же
Rosa acicularis Lindl.		56	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
Spiraea alpina Pall.		≈24	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, правый приток р. Кара-Адыр, кустарниковые заросли
S. media Franz Schmidt		18	Тувинская АССР, Западный Саян, верховья р. Куже (бассейн р. Хемчик), каменистые осыпи по ЮВ склону хребта, 1500 м над ур. м., № 70
		36	Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, Цаган-Шибету, долина р. Шуй, приток р. Барлык, 1300 м над ур. м., закустаренный щебнистый склон, № 69
Fabaceae			
Astragalus adsurgens Pall.		16+2B	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, в 32 км от г. Чадана
A. glycyphyllos L.		16	Новосибирская обл., окр. Академгородка в сторону пос. Ключи, редкий березовый лес
A. schelichowii Turcz.		16	Хабаровский край, остров на р. Амур, в 260 км вниз от г. Хабаровска, луг, № 17
Caragana altaica (Kom.) Pojark.		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, березово-кустарниковый лес, в логу, № 1596
Oxytropis strobilacea Bunge		32	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, левый берег р. Малый Енисей, у парома, № 1569
O. tragacanthoides Fisch.		16, 32	Тувинская АССР, Овюрский р-н, в 5 км на СВ от пос. Саглы, левый берег р. Ортоход, каменистая степь
Vicia cracca L.		14	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, бассейн р. Малый Енисей, верховья его правого притока — р. Копто, окр. бывш. прииска Копто, отвалы прииска, № 1557
Linaceae			
Linum perenne L.		18	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, луговая степь вблизи опушки березового леса по южному склону долины р. Малый Енисей, № 1437

Семейство и вид	Числа хромосом n	2n	Место сбора и № образца
Euphorbiaceae			
Euphorbia tshuiensis (Prokh.) Serg.		20	Тувинская АССР, Барун-Хемчикский р-н, окр. пос. Дон-Терезина
Hypericaceae			
Hypericum ascyron L.		≈20—22	Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад, экспозиция
Violaceae			
Viola alexandrowiana (W. Beck.) Juz.		48	Там же
V. dissecta Ledeb.		24	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей по правому низкому, обрывистому, скалистому берегу р. Малый Енисей, № 917
V. epipsiloides A. et D. Löve (*V. repens* Turcz. ex Trautv. et Mey. non Schwein.)		24	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, правый приток р. Кара-Адыр, елово-лиственничный лес, на моховой подушке, № 93
Primulaceae			
Androsace lactiflora Pall.		20	Тувинская АССР, Западный Саян, оз. Кара-Холь, у основания скал, 1850 м над ур. м., № 51
A. maxima L.		20, ≈36—38	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, в 32 км от г. Чадана в сторону, Хандагайты, остепненный южный склон хребта
		38	Тувинская АССР, Западный Саян, оз. Кара-Холь, 1650 м над ур. м., каменистая степь, № 48
A. septentrionalis L.		20	Тувинская АССР, бассейн р. Малый Енисей, верховья его правого притока — р. Копто, окр. бывшего прииска Копто, отвалы прииска, № 1106
Gentianaceae			
Gentiana algida Pall.		24	Алтайский край, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хребет
G. squarrosa Ledeb.		36	Тувинская АССР, Западный Саян, Саянский хр., верховья р. Куже, 1500 м над ур. м., разнотравно-злаковая степь по южному склону хребта, № 42
G. uniflora Georgi		26	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, 1500 м над ур. м., разнотравно-полевицевый луг, № 30
Polemoniaceae			
Polemonium caeruleum L.	9		Новосибирск, Академгородок, окр. Ботанического сада
Boraginaceae			
Cynoglossum officinale L.	12		Алтайский край, Шебалинский р-н, окр. с. Усть-Сема, сосновый лес
Hackelia deflexa (Wahlenb.) Opiz		≈22—24	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, 750 м над ур. м., галечник на берегу реки
Mertensis davurica (Sims) G. Don		24	Тувинская АССР, Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, 850 м над ур. м., лиственничный лес

Семейство и вид	Числа хромосом		Место сбора и № образца
	n	2n	
Myosotis suaveolens Waldst. et Kit.		24	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже
Lamiaceae			
Dracocephalum imberbe Bunge	7		Алтайский край, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач, по осыпям, 2100 м над ур. м.
	≈7		Алтайский край, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, Курайский хр., 2400 м над ур. м., моховая тундра
D. origanoides Steph.	≈10		Там же, щебнистая тундра
Phlomis tuberosa L.	11		Алтайский край, Онгудайский р-н, Чикетаманский перевал, разнотравный луг
Scutallaria grandiflora Sims		≈20—22	Алтайский край, Онгудайский р-н, окр. с. Иня, галечниковые склоны террасы вблизи устья р. Чуи
Solanaceae			
Solanum kitagawae Schönbeck-Temesy (*S. depilatum* Kitag. non Bitt.)		24	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, левый берег р. Малый Енисей, в зарослях черемухи, в пойме, № 605
Scrophulariaceae			
Pedicularis spicata Pall.		16	Приморский край, Уссурийский залив, бухта Шамора, опушка леса, № 18
Veronica anagallis-aquatica L.		≈34—36	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, в 4 км вверх по р. Малый Енисей, высыхающее болото на месте старицы, № 965
Plantaginaceae			
Plantago depressa Schlecht.		12	Хабаровский край, берег р. Амур, окр. с. Савинского, № 19
Caprifoliaceae			
Sambucus sibirica Nakai		38	Хабаровский край, берег р. Амур, окр. с. Сусанина, в лесу у дороги
Viburnum opulus L.		18	Алтайский край, Смоленский р-н, окр. с. Белокуриха
Valerianaceae			
Patrinia scabiosifolia Fisch. ex Link			Приморский край, Уссурийский залив, бухта Шамора, опушка леса, № 21
Valeriana martjanovii Kryl.	≈17		Алтайский край, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач, по осыпям
Campanulaceae			
Campanula glomerata L.	15		Алтайский край, Улаганский р-н, окр. пос. Акташ, лиственничное редколесье по южному склону хребта
Codonopsis lanceolata (Siebold et Zucc.) Benth. et Hook. f.	8		Приморский край, Уссурийский залив, бухта Шамора, лес, № 22

Для *Alyssum obovatum* впервые установлено число хромосом 2n=16, т. е. такое же, как у всех видов секции *Odontarrhena* (C. A. Mey.) Koch, у которых определены числа хромосом (ХЧЦР).

У *Ribes hispidulum* из двух местообитаний Тувы число хромосом 2n=16 определено впервые.

У широко распространенного полиморфного вида *Parnassia palustris* наблюдаются хромосомные расы: 2n=18, 20, 27, 36, 54 (ХЧЦР). На территории Сибири также имеются хромосомные расы. В Восточной Якутии число хромосом у этого вида 2n=18 (Жукова и др., 1977), а в Восточном Саяне и Путоране — 2n=36 (Крогулевич, 1976а, б). По нашим данным, у растений с севера Красноярского края 2n=18.

Для *Saxifraga punctata* указываются числа хромосом 2n=28, 2n≈70, 76 (ХЧЦР). На материале из Тувы нами найдено новое хромосомное число 2n=32, такое же, как у близкого дальневосточного вида *S. manchuriensis* (Engl.) Kom. (*S. punctata* var. *manchuriensis* Engl.).

Для *Chamaerhodos erecta*, собранного в двух местообитаниях из Тувы, число хромосом установлено впервые — 2n=14. У представителя рода *Chamaerhodos* число хромосом определено впервые.

У *Potentilla evestita* число хромосом 2n=28 также определено впервые. Для *P. supina* известно 2n=28,42 (ХЧЦР). В нашем материале из Новосибирской обл. — 2n=42.

Число хромосом у широко распространенного вида *Rosa acicularis* 2n=14, 28, 42, 56 (ХЧЦР). В Приморском крае, на Чукотке и в Восточном Саяне указывается 2n=56 (Гурзенков, 1973; Жукова, Петровский, 1975; Крогулевич, 1976а). В Якутии нами найдено — с 2n=42 (Ростовцева, 1977); в материале из Алтайского края 2n=56.

У *Spiraea media* указывается 2n=10, 18 (ХЧЦР). В Туве нами найдены две хромосомные расы: одна — с 2n=18, другая — с 2n=36. Последнее является новым числом для этого вида, но довольно часто встречается в этом роде, имеющем основное число x=9.

У *Astragalus adsurgens*, по литературным данным, 2n=32 (ХЧЦР). По нашим данным, у растений из Хакасии также 2n=32 (Пленник, Ростовцева, 1977), а в Туве обнаружено диплоидное число хромосом и добавочные хромосомы 2n=16+2B. Для *A. schelichowii* указывается 2n=16 (ХЧЦР; Крогулевич, 1976б; Жукова и др., 1977; Жукова, Петровский, 1977). У растений из Хабаровского края также 2n=16.

У *Oxytropis strobilacea* 2n=16, 32, 64 (Карташова, Малахова, 1970; Малахова, 1971; Пленник, Ростовцева, 1977). В нашем материале из Тувы 2n=32. Число хромосом у *O. tragacanthoides* определено впервые. В одной и той же популяции из Тувы 2n=16, 32.

У *Euphorbia tshuiensis* число хромосом 2n=20 определено впервые и оно оказалось таким же, как у большинства видов этого рода и как у *E. virgata* Waldst. et Kit., принадлежащего к одной с *E. tshuiensis* секции *Virgatae* Prokh. (ХЧЦР).

У *Viola alexandrowiana* и *V. dissecta* числа хромосом определены впервые и равны соответственно 2n=48 и 2n=24. *V. alexandrowiana* — единственный ангаро-саянский представитель эндемичного, по преимуществу дальневосточного ряда *Phalacrocarpae* Juz. Все известные числа хромосом у видов этого ряда с Дальнего Востока и из Японии 2n=24 (ХЧЦР). Высокий уровень плоидности *V. alexandrowiana* и особенности ее ареала указывают на недавнее проникновение этого вида в Восточную Сибирь.

Хромосомное число у *V. dissecta* совпало с уже известным (2n=24) числом хромосом у вида этой же группы *Pinnatae* W. Beck. с Дальнего Востока (ХЧЦР).

Для *V. epipsiloides* в литературе указывается 2n=24 (ХЧЦР; Крогулевич, 1976а). Наши данные из Тувы подтверждают это число. В пределах обширного восточносибирского ареала число хромосом у этого вида, возможно, постоянно.

Число хромосом у *Androsace maxima* (*A. turczaninowii*) 2n=40, 58—60 (ХЧЦР). В нашем материале из Тувы у этого вида обнаружены хромо-

сомные расы 2n=20, 38 и 2n≈36—38. У *A. septentrionalis* 2n=20, что подтверждает имеющиеся данные о постоянстве числа хромосом в пределах его обширного ареала (ХЧЦР; Жукова, Тихонова, 1971; Жукова и др., 1977; Ростовцева, 1977). Впервые определено число хромосом у *Gentiana uniflora* (*G. krylovii* Grossh.) — вида преимущественно кавказской и европейской секции *Cyclostigma* Griseb., в пределах которой встречаются числа хромосом с 2n от 14 до 28 (ХЧЦР). Растения из Тувы имеют 2n=26, как и близкий вид *G. verna* L. по материалу из Польши.

Ни у одного вида из азиатского ряда *Aquaticae* Grossh. рода *Gentiana* число хромосом не было известно. Впервые определено число хромосом 2n=36 у *G. squarrosa*. Оно такое же, как и у *G. prostrata* Haenke — вида из близкого ряда *Prostratae* Grossh.

У представителей рода *Hackelia* Opiz числа хромосом до сих пор были неизвестны. Для вида *H. deflexa* по материалу из Тувы впервые установлено число хромосом 2n≈22—24.

У *Dracocephalum imberbe* из высокогорного района Алтая указывается число хромосом 2n=10 (ХЧЦР). Мы обнаружили у этого вида (Алтай, 2400 м над ур. м.) явление цитомиксиса (перемещение хромосом из одной материнской клетки пыльцы в другую). В этом материале трудно было точно определить число хромосом, но приблизительно n≈7 (Ростовцева, 1978). В настоящем исследовании у растений из другого высокогорного местообитания Алтая (2100 м над ур. м.) n=7. Это совпадает с числом хромосом у *D. altaiense* Laxm. — близкого вида этой же подсекции *Calodrantes* Briq.

Числа хромосом у *Solanum kitagawae* и *Pedicularis spicata* определены впервые и равны соответственно 2n=24 и 2n=16.

У *Plantago depressa* указывается 2n=12, 24 (ХЧЦР; Веселухина, 1976). В нашем материале с юга Хабаровского края 2n=12.

Число хромосом у *Sambucus sibirica*, собранного из Красноярского и Хабаровского краев, 2n=38, что подтверждает более ранние данные (Крогулевич, 1976а). Хромосомы крупные (см. рисунок, *б*) — от 2.62 до 7.50 мкм. Имеется 9 пар акроцентрических хромосом, причем 2 из них со спутниками, 6 пар субметацентрических и 4 пары метацентрических хромосом.

У широко распространенного вида *Campanula glomerata* указывается 2n=30, 34, 68 (ХЧЦР; Крогулевич, 1976а). В нашем материале у растений из Алтайского края n=15.

Число хромосом n=8 у *Codonopsis lanceolata* определено впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Веселухина К. П. (1976). Кариологическое изучение некоторых арктических и субарктических видов растений Колымского нагорья. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. — Гурзенков Н. Н. (1973). Исследования хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока. Комаровские чтения, XX. Владивосток. — Дмитриева С. А., В. И. Парфенов, И. В. Швец. (1977). Кариологическая характеристика некоторых видов флоры Белоруссии. Ботаника, 19. Минск. — Жукова П. Г., А. А. Коробков, А. Д. Тихонова. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. Бот. ж., 62, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. Бот. ж., 62, 8. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. Бот. ж., 56, 6. — Карташова Н. Н., Л. А. Малахова. (1970). Кариологическая характеристика некоторых видов бобовых юго-восточного Алтая. В кн.: Проблемы комплексного изучения географического района и методика краеведческой работы в школе. Новокузнецк. — Крогулевич Р. Е. (1976а). Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских альп (Восточный Саян). Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 3, 15. — Крогулевич Р. Е. (1976б). Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высшей школы, Биол. науки, 1. — Пленник Р. Я., Т. С. Ростовцева. (1977). К изучению чисел хромосом у бобовых южной Сибири. В кн.: Растительные ресурсы южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск. —

Ростовцева Т. С. (1976). Числа хромосом ряда видов семейства *Apiaceae* на юге Сибири. Бот. ж., 61, 1. — Ростовцева Т. С. (1977). Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II. Бот. ж., 62, 7. — Ростовцева Т. С. (1978). Цитомиксис у *Dracocephalum imberbe* Bunge (сем. *Lamiaceae* Lindl.). Цитология и генетика, 12, 3. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.
Получено 21 XII 1978.

УДК 581.524.44 (252.33 : 575.4)

В. Г. Каплин

О ПОПУЛЯЦИОННОМ СОСТАВЕ И ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ ИЛАКОВЫХ БЕЛОСАКСАУЛЬНИКОВ ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМОВ

V. G. KAPLIN. ON THE POPULATION COMPOSITION AND HORIZONTAL STRUCTURE OF HALOXYLON PERSICUM — CAREX PHYSODES ASSOCIATIONS OF EAST KARAKUM

Приводятся данные по численности, характеру распределения, возрастным спектрам, жизненности и плодоношению основных видов растений илаковых белосаксаульников с *Tortula desertorum.* В них выделяются 4 типа микрофитоценозов, образующих ряд по степени воздействия ветра на поверхностный слой почвы. Одной из важных причин, обусловливающих этот ряд, является неоднородность распределения по площади, занимаемой фитоценозом, численности, возрастному составу и сомкнутости крон ценопопуляций доминирующих видов кустарников. Дана детальная характеристика микрофитоценозов, рассматриваются особенности их формирования. Показано, что микрофитоценозы во времени могут переходить из одного типа в другой.

В растительном покрове Каракумов по занимаемой площади преобладают илаковые белосаксаульники (Haloxylon persicum—Carex physodes). Это ценные пастбищные угодья, и их изучение имеет практическое значение. Особенно важно исследование белосаксаульников с пустынным мхом *Tortula desertorum*,[1] так как его присутствие снижает продуктивность илака *Carex physodes* (Мирошниченко, 1975). Илаковые белосаксаульники с участием *T. desertorum* приурочены к древнеэоловым пескам межгрядовых понижений. В настоящее время сравнительно хорошо изучены их условия произрастания, флористический состав, мозаичность травяного покрова, продуктивность (Благовещенский, 1941; Е. Михельсон, 1955; О. Михельсон, 1955; Ротшильд, 1960; Родин, 1963; Гунин и др., 1972; Мирошниченко, Тогызаев, 1972, и др.). Однако нет работ по популяционному составу и горизонтальной структуре.

Исследования проводились на пробном участке 1 га, в 2 км к югу от ст. Репетек и дополнительно на прилежащей территории около 20 га. Рельеф — мелкобугристый, сильноминерализованные грунтовые воды — на глубине 5—8 м (Гунин и др., 1972). Съемка растительности выполнена в масштабе 1 : 200 в июне 1973 г. (Каплин, 1976). В ценопопуляциях деревьев и кустарников учитывали особи 7 возрастных состояний: ювенильные, имматурные, молодые вегетативные, молодые, средневозрастные и старые генеративные, старые вегетативные (Работнов, 1950). Жизненность, степень цветения и плодоношения особей определяли в 1973—1974 гг. по пятибалльной шкале (Каплин, Кандалова, 1975). Илак, однолетние и корнеотпрысковые травы учитывали на площадках 50×50 см в марте—июне 1977 г.

---

[1] Латинские названия цветковых растений приводятся по работе Н. А. Беркутенко (1975), споровых — по Л. Н. Новичковой-Ивановой (1976, 1978); жизненные формы растений — по Н. Т. Нечаевой и др. (1973).

В илаковом белосаксаульнике с *Tortula desertorum* выявлено 50 видов цветковых растений: деревьев и кустарников — 8, многолетних трав — 7 и однолетних трав — 35 видов.[2] Деревья представлены двумя малочисленными (1—2 экз/га) видами: *Ammodendron conollyi* и *Calligonum eriopodum*. В популяции *C. eriopodum* преобладают молодые генеративные, а в популяции *A. conollyi* — старые генеративные особи. Наибольшее значение в формировании структуры фитоценоза имеют кустарники. Их численность — 274 экз/га, а площадь, занятая кронами, — 15.7%. Доминируют *Haloxylon persicum* и *Ephedra strobilacea*; вегетирующих кустов *H. persicum* — 82, *E. strobilacea* — 80 экз/га, а сомкнутость их крон — соответственно 6.4 и 6.2% (табл. 1, 2). В популяции *H. persicum* по численности преобладают молодые генеративные растения, а наибольшую сомкнутость крон имеют средневозрастные и старые кусты. Плодоносящих кустов — 80.5%. Плодоношение неудовлетворительное, возобновление слабое и не ежегодное, всходы и подрост в возрасте до 2—3 лет единичны. В популяции *E. strobilacea* по численности доминируют средневозрастные, и по сомкнутости крон — старые генеративные растения; возобновление слабое; жизненность и плодоношение удовлетворительные, генеративных кустов — 96.2%, среди них мужских — 52.3, женских — 43.7%. Интересно отметить, что в кострово-селиновом белосаксаульнике в ценопопуляции *E. strobilacea* сходного типа, но произрастающей в более благоприятных условиях мужских кустов почти в 2 раза больше, чем женских (соответственно 52.6 и 28.1%) (Каплин, 1976). Иными словами, в ценопопуляциях *E. strobilacea* с ухудшением условий существования увеличивается численность женских кустов.

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика популяции *Haloxylon persicum* в илаковом белосаксаульнике

Возрастные состояния особей	Средний возраст, лет	Численность вегетирующих кустов, экз/га	Численность вегетирующих кустов, %	Численность сухих кустов, экз/га	Средняя высота, м	Средняя площадь проекции кроны куста, м²	Сумма площадей проекций крон вегетирующих кустов, м²/га	Жизненность, баллы	Численность плодоносящих кустов, баллы	Плодоношение, баллы
Имматурные и молодые вегетативные	Менее 7	8	9.8	0	1.1	0.6	4.8	3.5	0	0
Молодые генеративные	7—14	34	41.5	3	1.8	3.3	112.2	3.4	88.2	1.8
Средневозрастные генеративные	15—22	25	30.5	3	2.2	9.2	230.0	3.2	100	2.2
Старые генеративные	23—30	11	13.4	2	2.7	16.7	183.7	3.2	100	2.3
Старые вегетативные	Более 30	4	4.8	1	2.9	26.3	105.2	2.2	0	0
		82	100	9	2.0	7.8	635.9	3.3	80.5	2.0

Из кустарниковых форм кандымов в илаковом белосаксаульнике встречаются *Calligonum rubescens*, *C. setosum* и *C. caput-medusae*. Численность их вегетирующих кустов составляет соответственно 65, 39 и 6 экз/га, а площадь, занятая кронами, — 1.8, 0.6 и 0.6%. На 1 га отмечено также 28 сухих кустов *C. rubescens*, 21 куст *C. setosum* и 3 сухих куста *C. caput-medusae*. По численности в популяциях *C. rubescens* и *C. setosum* преобладают средневозрастные генеративные, а в популяции *C. caput-medusae* — старые генеративные особи. Наибольшую сомкнутость крон у этих видов

[2] По О. А. Михельсону (1955), в илаковых белосаксаульниках встречается 88 видов цветковых растений.

ТАБЛИЦА 2

Таксационная характеристика популяции *Ephedra strobilacea* в илаковом белосаксаульнике

Возрастные состояния особей	Численность вегетирующих кустов		Численность сухих кустов, экз/га	Средняя высота, м	Средняя площадь проекции кроны куста, м²/га	Сумма площадей проекций крон вегетирующих кустов, м²/га	Жизненность, баллы	Численность цветущих кустов, %			Цветение, баллы
	экз/га	%						мужских	женских	всего	
Имматурные и молодые вегетативные	3	3.8	0	0.4	0.2	0.6	3.0	0	0	0	0
Молодые генеративные	18	22.5	2	0.9	1.4	25.2	2.8	50.0	50.0	100	2.3
Средневозрастные генеративные	35	43.7	0	1.2	4.9	171.5	3.0	54.1	45.9	100	3.5
Старые генеративные	24	30.0	0	1.1	17.7	424.8	2.6	58.3	41.7	100	3.2
	80	100	2	1.1	7.8	622.1	2.8	52.5	43.7	96.2	3.1

имеют старые кусты. Жизненность популяций удовлетворительная, плодоношение и возобновление — слабые. Изредка в рассматриваемом белосаксаульнике встречается *Salsola richteri*. Чаще учитывались старые генеративные кусты этого вида.

Таким образом, ценопопуляции деревьев и кустарников в илаковом белосаксаульнике отличаются удовлетворительной жизненностью, слабым возобновлением, большим числом генеративных особей при слабом и реже удовлетворительном плодоношении. По численности в популяциях *Haloxylon persicum* и *Calligonum eriopodum* преобладают молодые генеративные особи, в популяциях *Ephedra strobilacea*, *Calligonum rubescens*, *C. setosum* — средневозрастные генеративные, в популяциях *Ammodendron conollyi*, *Calligonum caput-medusae* и *Salsola richteri* — старые генеративные. Наибольшую сомкнутость крон в популяциях *H. persicum* и *C. eriopodum* имеют средневозрастные генеративные, а в популяциях прочих деревьев и кустарников — старые генеративные особи. Характер возрастных спектров популяций древесных растений в рассматриваемом фитоценозе свидетельствует о его зрелом состоянии.

Многолетние травы в фитоценозе представлены *Aristida pennata*, *Tournefortia sogdiana*, *Heliotropium argusioides*, *Carex physodes*, *Iris longiscapa*, *Dorema sabulosum*, *Rheum turkestanicum*, *Eminium lehmannii*, *Gagea afghanica* и *G. divaricata*. Обилие многолетних трав за исключением илака незначительно. Численность *A. pennata* — 19 экз/га, а площадь проекций ее особей — 0.1%; возобновление слабое, генеративных особей около 95%, среди них преобладают старые (40—45%). Численность клонов и одиночных экземпляров *E. lehmannii* составляет до 285 на 1 га, а его общая численность — 1007 особей на 1 га. Однако ввиду незначительных размеров растений общая площадь их горизонтальных проекций мала (табл. 3). В популяции преобладают виргинильные особи, а генеративных — около 13%. Численность *D. sabulosum*, *I. longiscapa* и *R. turkestanicum* не превышает 1—3 экз/га. Популяция *D. sabulosum* — вырождающаяся, а популяции *I. longiscapa* и *R. turkestanicum* — молодые нормальные.

Среди споровых напочвенных растений, кроме мха *Tortula desertorum*, значительного обилия достигают синезеленые водоросли *Microcoleus vaginatus*, *Schizothrix lardacea*, *Phormidium fragile*, формирующие поверхностную корочку. Местами обычны зеленые водоросли пор. *Chlorococcales* и диатомовые — *Hantschia aphyoxis*, *Navicula pelliculosa*, *N. verecunda*. Мало распространен лишайник *Collema granulatum* (Новичкова-Иванова, 1976, 1978).

При анализе горизонтальной структуры фитоценоза в межкроновых пространствах хорошо выделялись участки с подвижным поверхностным

ТАБЛИЦА 3

Численность и сумма площадей проекций крон вегетирующих деревьев, кустарников и многолетних трав в плаковом белосаксаульнике

	Микрофитоценозы								В среднем по фитоценозу	
	кострово-илаково-белосаксауловые		илаково-белосаксауловые с хвойником		водорослево-илаково-белосаксауловые с хвойником		мохово-илаково-белосаксауловые			
	численность, экз/га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз/га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз/га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз/га	сумма площадей проекций крон, м²/га	численность, экз/га	сумма площадей проекций крон, м²/га
Деревья										
Ammodendron conollyi	8	28	0	0	0	0	0	0	1	4
Calligonum eriopodum	0	0	0	0	3	6	0	0	1	2
Итого . . .	8	28	0	0	3	6	0	0	2	6
Кустарники										
Calligonum caput-medusae	0	0	0	0	3	38	21	193	6	59
C. rubescens	73	145	73	195	60	196	59	177	65	185
C. setosum	16	5	44	56	55	81	21	44	39	56
Haloxylon persicum	48	227	58	357	79	566	131	1283	82	636
Ephedra strobilacea	16	18	69	380	110	815	80	922	80	622
Salsola richteri	0	0	0	0	3	10	4	39	2	13
Итого . . .	153	395	244	988	310	1706	316	2658	274	1571
Многолетние травы										
Aristida pennata	40	25	44	18	6	2	0	0	19	9
Dorema sabulosum	8	4	4	2	0	0	0	0	2	1
Eminium lehmannii	314	4	546	6	219	2	68	1	285	3
Iris longiscapa	0	0	0	0	8	<1	0	0	3	<1
Rheum turkestanicum	8	2	0	0	0	0	0	0	1	<1
Итого . . .	370	35	594	26	233	4	68	1	310	13
Всего . . .	531	458	838	1014	546	1716	384	2659	586	1590

Примечание. Для *Eminium lehmannii* и *Iris longiscapa* в таблице приведена численность клонов и одиночных особей на 1 га.

слоем почвы, обилием костра *Bromus tectorum* и невысокой численностью илака. На других участках костра было мало, илака больше, но поверхностный слой песка также перемещался под действием ветра. Отчетливо прослеживались участки с высокой численностью илака и поверхностной корочкой, образованной водорослями, и с большим распространением *Tortula desertorum*. Выделенные части фитоценоза неодинаковы также по характеру подкроновой растительности, возрастным спектрам, численности и сомкнутости крон доминирующих кустарников и представляют собой микрофитоценозы (Ярошенко, 1961). В изучаемом илаковом белосаксаульнике было выявлено 4 типа микрофитоценозов: кострово-илаково-белосаксауловый, илаково-белосаксауловый с хвойником, водорослево-илаково-белосаксауловый с хвойником и мохово-илаково-белосаксауловый.

Кострово-илаково-белосаксауловые микрофитоценозы (Haloxylon persicum—Carex physodes — Bromus tectorum) занимают 12.4% пробного участка (рис. 1). Растительный покров

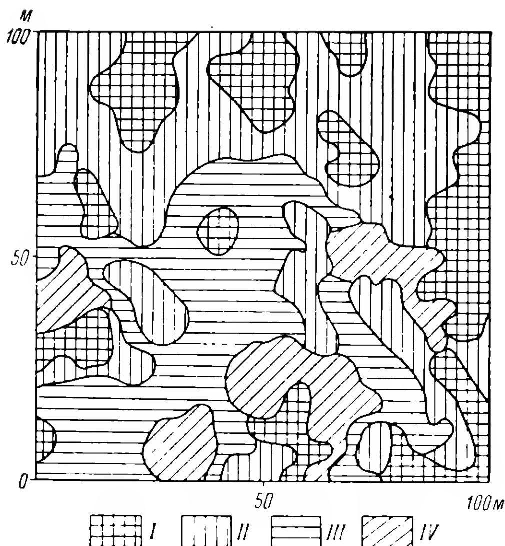


Рис. 1. Горизонтальная структура одного из участков илакового белосаксаульника.

Микрофитоценозы: *I* — кострово-илаково-белосаксауловые; *II* — илаково-белосаксауловые с *Ephedra strobilacea*; *III* — водорослево-илаково-белосаксауловые с *E. strobilacea*; *IV* — мохово-илаково-белосаксауловые.

разреженный (рис. 2). Вегетирующих кустарников — 153 экз/га, а площадь проекций их крон — 4%. Поверхность почвы слабо защищена от влияния ветра, что способствует значительному переносу песка, широкому распространению *Bromus tectorum* и поселению псаммофитов *Ammodendron conollyi*, *Tournefortia sogdiana*, *Heliotropium argusioides*, *Aristida pennata*, *Dorema sabulosum*, характерных для незадерненных барханно-бугристых песков. В микрофитоценозах прочих типов они встречаются реже (табл. 3, 4).[3] В микропопуляциях доминирующих видов кустарников более 65% приходится на виргинильные и молодые генеративные особи, а старые растения единичны. Численность сухих древесных растений и их пней составляет соответственно 88 и 201 экз/га. Среди сухих особей, судя по их размерам и состоянию кроны, коры и древесины, обычны сравнительно давно отмершие взрослые растения. Значительная часть пней имеет диаметры, соответствующие взрослым растениям. По-видимому, это свидетельствует о восстановлении молодых микропопуляций на месте деградировавших. Численность побегов илака в межкроновых пространствах в 1.5—3.3 раза ниже, чем в других микрофитоценозах (табл. 4). Среди однолетников преобладают ранневесенние виды: на их долю приходится 95%. Особенно многочислен *B. tectorum*, чаще, чем в других микрофитоценозах, встречаются *Lappula semiglabra*, *Crucianella sabulosa*, *Astragalus arpilobus*, *Delphinium camptocarpum*, *Erodium oxyrrhynchum* и др. Под кронами кустарников доминируют *B. tectorum* и *Ceratocephala falcata*.

И л а к о в о - б е л о с а к с а у л о в ы е   м и к р о ф и т о ц е н о з ы   с   х в о й н и к о м (Haloxylon persicum+Ephedra strobilacea — Carex physodes) занимают 27.5% пробного участка (рис. 1). Численность вегетирующих кустарников увеличивается до 244 экз/га, а площадь, занятая их кронами, — до 9.9%. Влияние ветра на поверхностный слой почвы здесь еще значительно. Перенос песка хорошо заметен, уплотненная корочка на поверхности почвы отсутствует. Численность *Aristida pennata* такая же, как и в предыдущих микрофитоценозах, однако псаммофиты *Ammodendron conollyi*, *Heliotropium argusioides* и *Tournefortia sogdiana* практически не встречаются. Численность сухих кустарников и их пней снижается почти вдвое. В микропопуляциях *H. persicum*, *E. strobilacea* и *C. setosum* увеличивается участие средневозрастных и старых генеративных кустов, а доля виргинильных и молодых генеративных растений уменьшается до 35—55%. В межкроновых пространствах численность *C. physodes* возрастает до 250 экз/м^2 (табл. 4). Среди однолетников на открытых участках преобладают ранневесенние травы (62.1%), заметно увеличивается участие и зимне-весенних трав (28.4%). Численность *B. tectorum* снижается до 12 экз/м^2 при встречаемости 47%. Под кронами средне-

[3] В более разреженных илаковых белосаксаульниках к таким участкам приурочено образование язв дефляции, способствующих формированию комплексного растительного покрова.

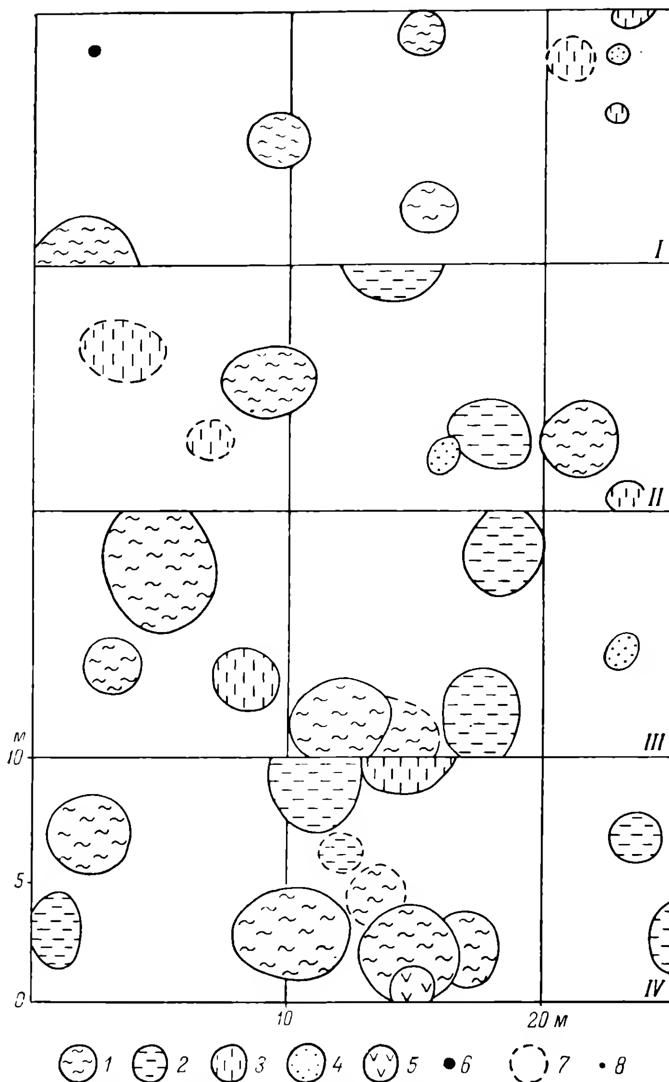


Рис. 2. Горизонтальные проекции крон кустарников и *Aristida pennata* в микрофитоценозах илакового белосаксаульника.

Вегетирующие особи: *1* — *Haloxylon persicum*, *2* — *Ephedra strobilacea*, *3* — *Calligonum rubescens*, *4* — *C. setosum*, *5* — *C. caput-medusae*, *6* — *Aristida pennata*; *7* — сухие кустарники; *8* — пни кустарников; *I—IV* — то же, что на рис. 1.

возрастных и старых кустов *H. persicum* преобладают *Ceratocephala falcata*, *Bromus tectorum*, *Streptoloma desertorum*, *Microcephala lamellata* и *Kochia odontoptera*. По периферии подкроновых пятен с северной стороны кустов появляется мох *Tortula desertorum*.

Водорослево-илаково-белосаксауловые микрофитоценозы с хвойником (Haloxylon persicum+Ephedra strobilacea—Carex physodes — Cyanophyta+Chlorophyta) занимают 36.5% площади участка (рис. 1). Растительный покров довольно густой (рис. 2). Вегетирующих кустарников 310 экз/га, сомкнутость их крон 17% (табл. 3). Влияние ветра на подстилающую поверхность ослаблено, перенос песка практически отсутствует, и на почве в межкроновых пространствах хорошо выражена уплотненная корочка, образованная водорослями. Местами среди водорослей встречаются лишайники и *Tortula desertorum*. Проективное покрытие мха около 5%. Обилие *Aristida pennata* резко уменьшается. Численность сухих древесных растений и их пней примерно такая же, как и в илаково-белосаксауловых микрофитоценозах. В микропопуля-

ТАБЛИЦА 4

Численность и встречаемость трав в межкроновых пространствах в микрофитоценозах илакового белосаксаульника (данные для 229 площадок по 0.25 м²)

	Микрофитоценозы							
	кострово-илаково-белосакса-уловые		илаково-белосаксау-ловые с хвойником		водорослево-илаково-белосаксау-ловые с хвой-ником		мохово-илаково-белосаксау-ловые	
	числен-ность, экз/м²	встречае-мость, %	числен-ность, экз/м²	встречае-мость, %	числен-ность, экз/м²	встречае-мость, %	числен-ность, экз/м²	встречае-мость, %
Многолетние травы								
Carex physodes	170.0	100	248.5	100	560.0	100	388.0	100
Gagea afghanica	0	0	0	0	0	0	7.4	40.0
G. divaricata	0.1	1.8	0.1	3.2	0	0	0	0
Tournefortia sogdiana	3.6	41.1	0	0	0	0	0	0
Heliotropium argusioides	0.1	1.8	0	0	0	0	0	0
	173.8	100	248.6	100	560.0	100	395.4	100
Однолетние травы								
Зимне-весенние								
Ceratocephala falcata	4.0	62.5	4.0	41.2	10.2	50.0	34.6	90.0
Meniocus linifolius	0	0	0	0	0.8	12.5	0	0
Streptoloma desertorum	0.8	12.5	1.9	23.6	8.8	43.7	13.0	55.0
Veronica campylopoda	<0.1	1.4	0.1	2.8	0.2	6.2	65.2	70.0
	4.8	62.5	6.0	53.0	20.0	75.0	112.8	95.0
Ранневесенние								
Bromus tectorum	172.8	100	11.6	47.0	1.2	13.5	0.7	11.8
Arnebia transcaspica	0.2	3.6	0.1	3.2	0.1	2.8	0	0
Eremopyrum distans	0	0	0	0	0.2	2.8	0	0
Erodium oxyrrhynchum	0.4	8.9	0.1	3.2	0	0	0	0
Hypecoum parviflorum	0.1	1.8	0.1	2.8	0.2	5.6	0.1	2.9
Isatis violascens	0	0	0.1	3.2	0	0	0	0
Koelpinia linearis	0	0	0	0	0	0	0.6	2.9
Lappula semiglabra	7.1	26.8	0.1	3.2	0	0	0	0
Strigosella grandiflora	1.2	23.2	0.9	16.1	1.3	19.4	0.9	20.6
Tetracme recurvata	0.4	3.6	0	0	0	0	0	0
Trisetum cavanillesii	1.8	17.8	0.1	3.2	0	0	0.6	8.8
	184.0	100	13.1	59.2	3.0	33.4	2.9	38.2
Средневесенние								
Delphinium camptocarpum	0.5	1.8	0	0	0	0	0	0
Hyalea pulchella	0.4	7.2	1.2	19.4	0.1	2.8	0.1	2.9
Senecio subdentatus	0.2	5.4	0.3	3.2	0	0	0	0
Astragalus arpilobus	1.5	19.6	0.1	3.2	0	0	0	0
	2.6	28.6	1.6	22.6	0.1	2.8	0.1	2.9
Раннелетние								
Crucianella sabulosa	1.7	7.2	0	0	0	0	0	0
Salsola praecox	0	0	0.1	5.0	0.1	3.2	0.1	5.0
	1.7	7.2	0.1	5.0	0.1	3.2	0.1	5.0
Летние								
Chrosophora gracilis	0.1	3.6	0.1	2.8	0.1	6.5	0.1	2.5
Girgensohnia oppositiflora	0	0	0	0	<0.1	1.6	0.1	2.5
	0.1	3.6	0.1	2.8	0.1	8.1	0.2	5.0
Летне-осенние								
Horaninowia ulicina	0	0	0	0	0.2	6.5	0.1	2.5
Euphorbia cheirolepis	0.2	4.0	0.2	2.8	0.1	3.2	0.3	10.0
	0.2	4.0	0.2	2.8	0.3	8.1	0.4	12.5
Всего	367.2	100	269.7	100	583.6	100	511.9	100

циях доминирующих кустарников участие средневозрастных и старых генеративных растений возрастает до 45—80, а виргинильных снижается до 5—14%. Оптимальные условия складываются для *Calligonum setosum*, где отмечен максимум его обилия при низкой численности отмерших кустов. Численность илака на открытых участках достигает максимальных величин (560 экз/м²). В связи с высокой численностью илака верхние горизонты почвы быстро иссушаются и преобладают зимне-весенние однолетники: в межкроновых пространствах на их долю приходится 84.7% однолетних трав. Участие ранневесенних трав снижается до 12.7%. На открытых участках преобладают *Ceratocephala falcata*, *Streptoloma desertorum*, *Strigosella grandiflora*, а в подкроновых пятнах белого саксаула — *C. falcata*, *Veronica campylopoda*, *Bromus tectorum*, *Eremopyrum distans* (табл. 4). В связи с увеличением засоленности почв под кронами заметно возрастает численность галофитов *Microcephala lamellata* и *Kochia odontoptera*.

Мохово-илаково-белосаксауловые микрофитоценозы (Haloxylon persicum — Carex physodes — Tortula desertorum) занимают 23.6% пробного участка и характеризуются наибольшим обилием кустарников (рис. 1, 2): их численность 316 экз/га, сомкнутость крон 26.6%. В микропопуляциях доминирующих видов виргинильных особей менее 5—7%, а старых генеративных и старых вегетативных кустов у *H. persicum* — 26, *Calligonum rubescens* и *Ephedra strobilacea* — 30—35, *Calligonum setosum* — около 70%. О старении микропопуляций свидетельствует также значительное число сравнительно недавно отмерших взрослых кустов. Общая численность сухих древесных растений составляет 84 экз/га. Однако процессы деградации начались, по-видимому, сравнительно недавно, так как пней кустарников здесь в 1.4—3.2 раза меньше, чем в других микрофитоценозах. Проективное покрытие мха на открытых участках колеблется от 10 до 90, в среднем — около 60%. Совместно со мхом встречаются напочвенные водоросли, образующие корочку, и лишайники. Широкое развитие мха вызывает угнетение илака и кустарников (Мирошниченко, 1975). Под влиянием мха сильное угнетение испытывают *H. persicum*, *C. setosum*, меньшее — *E. strobilacea*. Численность илака в микрофитоценозах снижается до 388 экз/м². Среди однолетников в межкроновых пространствах резко доминируют зимне-весенние травы *Veronica campylopoda*, *Ceratocephala falcata*, *Streptoloma desertorum* (табл. 4). Из прочих трав обычен эфемероид *Gagea afghanica*, редко встречающийся в других микрофитоценозах. Под кронами саксаула преобладают *C. falcata*, *V. campylopoda*, *G. afghanica*, максимальной численности достигают галофиты *Microcephala lamellata*, *Kochia odontoptera*, *Schismus arabicus*. Численность *Bromus tectorum* в межкроновых и подкроновых пространствах не превышает 1—2 экз/м².

Таким образом, микрофитоценозы илакового белосаксаульника с *Tortula desertorum* по степени воздействия ветра на поверхность почвы образуют экологический ряд: кострово-илаково-белосаксауловые—илаково-белосаксауловые с хвойником—водорослево-илаково-белосаксауловые с хвойником—мохово-илаково-белосаксауловые. Одной из важных причин, обусловливающих этот ряд, является неоднородность распределения по площади, занимаемой фитоценозом, численности, возрастного состава и сомкнутости крон доминирующих видов кустарников. При сомкнутости крон 3—4%, обусловленной невысокой численностью кустарников и явным преобладанием в микропопуляциях молодых растений, поверхность почвы слабо защищена от воздействия ветра и перенос песка значителен. Это способствует формированию кострово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозов. В них наблюдается наибольшее участие видов, характерных для незадерненных песков. На участках с проекцией крон до 9—12%, где численность доминирующих кустарников выше и в микропопуляциях несколько увеличивается участие взрослых растений, перенос песка еще хорошо заметен, однако обилие видов, обычных в незадерненных песках, резко снижается и формируются илаково-белосаксауловые микрофитоценозы. При сомкнутости крон кустарников 15—20% и дальней-

шем возрастании участия в их микропопуляциях взрослых растений перенос песка очень мал и на поверхности почвы интенсивно развиваются водоросли, образующие уплотненную корочку. В таких условиях формируются водорослево-илаково-белосаксауловые микрофитоценозы. Местами среди водорослей появляются лишайники и мох *T. desertorum*. При сомкнутости крон выше 25% проективное покрытие мха достигает 50—60% и формируются мохово-илаково-белосаксауловые микрофитоценозы. В микропопуляциях доминирующих кустарников наибольшее участие принимают старые растения, существенную долю составляют и отмершие взрослые особи. Численность илака возрастает от кострово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозов до водорослево-илаково-белосаксауловых и затем несколько снижается.

Изменение характера поверхности почвы и обилия илака существенно сказывается и на составе жизненных форм однолетних растений. В илаково-белосаксауловых и особенно кострово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозах с заметным переносом песка преобладают ранневесенние травы; по мере возрастания сомкнутости кустарников, численности илака и формирования поверхностной корочки в водорослево-илаково- и мохово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозах они сменяются зимне-весенними однолетниками. В первом случае развитию зимне-весенних трав (корни не глубже 5—10 см) препятствует перенос песка. Во втором случае увеличение численности илака способствует быстрому иссушению его корневищами верхнего слоя толщиной 20 см и снижению обилия ранневесенних однолетников с корневыми системами на глубине до 15—20 см. К концу апреля содержание влаги в этом слое составляет менее 1.5%, а развитие ранневесенних трав длится до второй половины мая. В мохово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозах часть влаги расходуется также пустынным мхом. В прикустовых пятнах саксаула в ряду от кострово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозов к мохово-илаково-белосаксауловым вследствие возрастания массы ежегодного опада и степени засоления почв в травяном покрове увеличивается участие галофитов.

На основании изложенного можно предположить, что с изменением численности, возрастного состава и сомкнутости крон доминирующих кустарников в любом из микрофитоценозов илакового белосаксаульника будет меняться и влияние ветра на поверхность почвы, что со временем приведет к изменению всего микрофитоценоза. Например, по мере взросления, увеличения численности и сомкнутости крон молодых микропопуляций кустарников в кострово-илаково-белосаксауловых микрофитоценозах будет снижаться воздействие ветра на поверхностный слой почвы и происходить их постепенная замена илаково-белосаксауловыми микрофитоценозами. Иными словами, микрофитоценозы илакового белосаксаульника могут переходить из одного типа в другой.

Исследование закономерностей горизонтального сложения илаково-белосаксауловых фитоценозов в различных режимах хозяйственного освоения может служить основой при разработке мероприятий по их рациональному использованию и улучшению.

ЛИТЕРАТУРА

Беркутенко А. Н. (1975). Определитель растений Репетекского заповедника (Туркменская ССР). Ашхабад. — Благовещенский Э. Н. (1941). Саксаульники низменных Каракумов. Изв. Всес. геогр. общ., 73, 2. — Гунин П. Д., В. Я. Дарымов, С. Вейисов. (1972). Ландшафтная характеристика Репетекского заповедника. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад. — Гунин П. Д., М. Ишанкулиев, Р. Тогызаев. (1972). О фитоценологической сложности саксаульников Восточных Каракумов. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад. — Каплин В. Г. (1976). Структура и особенности формирования кострово-селиновых белосаксаульников Восточных Каракумов (Туркменская ССР). Бот. ж., 61, 8. — Каплин В. Г., Г. Т. Кандалова. (1975). О горизонтальной структуре илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников Восточных Каракумов. Бот. ж., 60, 4. — Мирошниченко Ю. М. (1975). Изменение структуры саксаульников под

влиянием выпаса и зарастания мхом в Восточных Каракумах. Пробл. осв. пустынь, 5. — Мирошниченко Ю. М., Р. Тогызаев. (1972). Закономерности распределения растительности и ее продуктивности в фитоценозах Восточных Каракумов. В кн.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад. — Михельсон Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Каракумов (Репетек). Тр. Репетекск. песч.-пуст. станции, 3. — Михельсон О. А. (1955). Флористический состав Репетекского заповедника. Тр. Репетекск. песч.-пуст. станции, 3. — Нечаева Н. Т., В. К. Василевская, К. Г. Антонова. (1973). Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1976). Моховые синузии пустыни Каракум (Популяционная структура и продуктивность). Бот. ж., 61, 8. — Новичкова-Иванова Л. Н. (1978). Альгосинузии Восточных Каракумов. В кн.: Биогеоценологические исследования в Восточных Каракумах. Ашхабад. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. АН СССР. сер. 3, 6. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. Л. — Ротшильд Е. В. (1960). Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающая под влиянием деревьев и кустарников. Бот. ж., 45, 12. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. Л.

Репетекская песчано-пустынная станция
и заповедник Института пустынь АН ТССР.

Получено 4 XI 1977.

УДК 581.55 : 633.2.03

В. Д. Друзина

СЕЗОННАЯ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ЗАПАСОВ И ХИМИЗМА ПОДЗЕМНОЙ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ

V. D. DRUZINA. SEASONAL AND ANNUAL DYNAMICS OF UNDERGROUND PHYTOMASS AND ITS CHEMICAL COMPOSITION IN MEADOW COMMUNITIES

Комплексные методические исследования проводились с 1967 г. на луговом стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Ленинградская обл.). Представлены результаты трехлетних (1969—1971) круглогодичных наблюдений за динамикой запасов подземной растительной массы мелкозлаково-разнотравного и разнотравно-мелкозлакового сообществ на тяжелосуглинистых и супесчаных дерново-подзолистых почвах. Приводится зольный состав подземной растительной массы.

В последнее время все глубже и шире происходит внедрение в науку и практику идей биогеоценологии. Интерес к биогеоценологическим исследованиям особенно возрос в связи с проблемой охраны живой природы. Программа этих исследований обширна. В ней значительное место отводится исследованиям основного компонента биогеоценозов — растительного покрова, его состава, структуры, продуктивности, фракционного состава растительной массы и ее химизма. «На лугах особенно актуальными представляются исследования перемен в структуре и функционировании луговых биогеоценозов в сезонном разрезе и в связи с сенокошением и обеднением почвы в результате выноса минеральных веществ, в частности азота, с урожаем трав» (Дылис, 1978, с. 143).

Целью настоящей работы было показать запасы и химический состав подземной растительной массы луговых травостоев в сезонной и разногодичной динамике. Она представляет собой часть комплексных многолетних исследований первичного продукционного процесса в луговых сообществах, проводившихся под руководством В. М. Понятовской с 1967 г. на стационаре БИН в Отрадном.

Объектами исследования служили суходольные полидоминантные средней замоховелости разнотравно-мелкозлаковое (третья озерная терраса)

и мелкозлаково-разнотравное (размытая часть коренного берега) сообщества (Макаревич, 1971). Подобного типа луга довольно широко распространены на северо-западе нечерноземной зоны европейской части РСФСР (Шенников, 1938; Матвеева, Семенова-Тян-Шанская, 1960; Ларин и др., 1975).

Приуроченность опытных участков к различным геоморфологическим элементам склона (к оз. Отрадное) определила разный механический состав верхних горизонтов почв. Разнотравно-мелкозлаковое сообщество расположено на дерново-контактно-подзолистой глееватой супесчаной почве, мелкозлаково-разнотравное — на дерново-среднеподзолистой глееватой тяжелосуглинистой (Игнатенко и др., 1970). Почвы несколько различались по водно-воздушным (Кириллова, 1978), термическим (Горышина, 1978) и химическим свойствам (Игнатенко и др., 1978). Почвенные особенности участков отразились на весовом соотношении между видами и группами растений при сходном флористическом составе изучавшихся луговых сообществ. На супесчаной почве в травостое преобладали злаки — *Agrostis tenuis* Sibth., *Anthoxanthum odoratum* L. и *Alopecurus pratensis* L.— с меньшим участием разнотравья — *Alchemilla monticola* Opiz, *Centaurea jacea* L., *Achillea millefolium* L.[1] На тяжелосуглинистой почве — те же виды, но с заметным весовым преобладанием разнотравья (Макаревич, 1971).

В исследованных луговых сообществах до 80% от общей растительной массы приходилось на их подземную часть. Последняя характеризовалась и большими запасами элементов питания (в 2—6 раз) по сравнению с надземной массой. Изменения соотношений запасов элементов питания в надземной и подземной растительной массе луговых сообществ обуславливались фазами развития луга (Шенников, 1928; Макаревич, 1971). Учеты запасов надземной и подземной растительной массы на обоих опытных участках велись одновременно в шестикратной повторности на учетных площадках размером в 0.25 м^2.[2] Для учета подземной массы лугового фитоценоза обычно применяется метод выемки образцов по почвенным горизонтам (Шалыт, 1950). Предварительными исследованиями в Отрадном (1963—1964 гг.) на сходном типе луга этим методом было установлено, что у 90% видов трав подземная масса сосредоточена в пределах дернового горизонта, что составляет в среднем 80—85% от всей подземной массы (Игнатенко и др., 1969). В наших исследованиях запас подземной растительной массы определяли до глубины 20 см буром (диаметром 13.5 см). Почвенные монолиты сразу после их взятия промывали в озере на сите с ячеями в 0.5 мм. При таком способе отмывки хорошо разложившиеся части подземных органов, потерявшие связь с основной массой корней, свободно проходили через ячейки сита вместе с илистой фракцией почвы. Разделение подземных органов на живые и мертвые не проводили. Полученные нами цифры характеризуют суммарно массу живых и недавно отмерших подземных органов растений.

Статистическая обработка данных по запасам подземной растительной массы показала, что относительная ошибка средней арифметической (P) была в основном не более 10% (табл. 1). При этом выявилась тенденция к накоплению большей подземной массы на участке с супесчаной почвой, что зависело от более благоприятных почвенных условий (Макаревич, 1978а).

При сравнении запасов подземной массы разных участков по фазам развития травостоя не всегда были получены достоверные различия, а именно между соседними сроками. В сезонном ходе вегетации луговых трав рост корней идет одновременно с их отмиранием и разложением. Вполне достоверными оказались данные по запасам подземных органов при сопоставлении через больший интервал времени: весенних с летними,

---

[1] Названия растений даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964).

[2] Учет надземной массы осуществлялся В. Н. Макаревич, подземной — автором.

ТАБЛИЦА 1

Динамика запасов подземной растительной массы луговых сообществ, в г на объем бура (3000 см³)

Сроки учета подземной массы	Разнотравно-мелкозлаковое сообщество (супесчаная почва)		Мелкозлаково-разнотравное сообщество (суглинистая почва)	
	$M \pm m$	P, %	$M \pm m$	P, %
24 IV 1969	10.31 ±0.95	9.21	7.35 ±0.47	6.39
29 V	14.82 ±0.73	4.92	12.62 ±1.13	8.95
18.VI	13.30 ±0.76	5.71	12.51 ±1.15	9.19
7 VII	16.24 ±0.96	5.91	13.21 ±1.23	9.31
9 IX	12.18 ±1.00	8.21	9.64 ±0.94	9.75
20 X	18.47 ±1.25	6.76	10.54 ±1.30	12.33
5 V 1970	10.82 ±1.21	11.18	9.50 ±0.41	4.31
10 VI	9.61 ±0.38	3.95	8.48 ±0.96	11.32
6 VII	16.20 ±1.21	7.43	14.30 ±0.62	4.34
15 IX	14.12 ±0.70	4.95	11.70 ±0.51	4.35
21 X	14.12 ±0.69	4.87	9.60 ±0.35	3.64
15 IV 1971	13.11 ±2.12	16.17	10.60 ±0.51	4.81
13 V	10.10 ±0.50	4.95	7.58 ±0.28	3.69
15 VI	16.45 ±1.18	7.17	13.08 ±0.50	3.82
14 VII	15.63 ±1.10	7.16	11.16 ±0.48	4.30
15 IX	16.23 ±1.28	7.88	13.73 ±0.90	6.55
21 X	15.20 ±0.92	6.05	12.10 ±0.54	4.46

Примечание. M — средняя арифметическая, m — ошибка средней арифметической, P — относительная ошибка средней арифметической.

летних с осенними и весенних с осенними, т. е. за более длительные периоды превалирование одного процесса над другим (накопление—разложение) проявлялось более четко.

Трехлетние круглогодичные наблюдения позволили установить (табл. 2), что за зимний период (с осени до весны следующего года) запасы подземных органов изменялись мало, поскольку зимой идет в основном отмирание подземных органов. Правда, имеются данные о незначительном росте корней и в зимнее время (Уранов, 1965), а также об их разложении в этот период (Игнатенко и др., 1969). Однако прирост и разложение зимой не могут быть интенсивными, а следовательно, и не влияют на общие запасы подземной массы.

В течение всех лет исследований на обоих участках весной наблюдалось уменьшение общих запасов подземной растительной массы (от мая к июлю в 1969 и 1970 гг., от апреля к маю в 1971 г.) вследствие наиболее интенсивного разложения в это время подземных органов, определяемых погодными условиями (Макаревич, 1978б) и активной деятельностью почвенной микрофлоры (Зыкина, 1978). Одновременно происходит и отток пластических веществ из подземной массы в надземную в связи с энергичным ростом трав (Быкова, Зырин, 1960).

Максимальный запас подземной массы в основном наблюдался в июне—июле (табл. 2). Летний максимум накопления подземной массы обусловливается превалированием в это время процесса корнеобразования (следующего за весенним кущением трав) над процессом разложения, который к этому времени начинает затухать в связи с атмосферной и почвенной засухой (Горышина, 1978; Кириллова, 1978). К сентябрю с установлением более благоприятных гидротермических условий (Макаревич, 1978б) разложение отмершей массы корней стало превышать их прирост, в связи с чем наблюдалось и снижение запасов подземной массы. Аналогичное заметное уменьшение массы корней в осенний период в естественных травостоях Вологодской обл. наблюдалось И. Я. Крым (1960), в Калининградской обл. — А. В. Барановской (1960). Сходные закономерности были

ТАБЛИЦА 2

Динамика запасов надземной и подземной растительной массы луговых сообществ, г/м²

Растительная масса	Годы наблюдений																
	1969						1970					1971					
	24 IV	29 V	18 VI	7 VII	9 IX	20 X	5 V	10 VI	6 VII	15 IX	21 X	15 IV	13 V	15 VI	14 VII	15 IX	21 X
Разнотравно-мелкозлаковое сообщество																	
Надземная																	
Живая	7.3	88.6	187.6	291.2	108.5	17.3	16.2	217.4	251.2	167.1	92.9	13.8	23.2	197.7	234.8	85.4	13.4
Мертвая	63.2	16.8	19.6	25.2	111.6	149.2	107.0	85.1	155.0	212.4	197.7	166.8	161.1	197.1	177.8	278.4	293.3
Всего . . .	70.5	105.4	207.2	316.4	220.1	166.5	123.2	302.5	406.2	379.5	290.6	180.6	184.3	394.8	412.6	363.8	306.7
Подземная (общая)	690.0	986.0	886.0	1078.0	813.0	1232.0	719.0	639.0	1078.0	939.0	939.0	873.0	673.0	1126.0	1039.0	1086.0	1012.0
Отношение подземной к надземной	9.8	9.4	4.3	3.4	3.7	7.4	5.8	2.1	2.7	2.4	3.2	4.8	3.6	2.9	2.5	3.0	3.3
Мелкозлаково-разнотравное сообщество																	
Надземная																	
Живая	5.6	58.8	150.4	143.6	126.4	11.4	15.2	139.7	214.6	103.6	66.7	10.7	22.3	176.4	227.8	55.4	7.0
Мертвая	47.6	14.4	12.0	15.3	90.8	111.0	55.2	62.4	84.8	178.9	156.8	118.2	111.4	113.0	102.5	237.5	248.2
Всего . . .	53.2	73.2	162.4	158.9	217.2	122.4	70.4	202.1	299.4	282.5	223.5	128.9	133.7	289.4	330.3	292.9	255.2
Подземная (общая)	490.0	839.0	732.0	880.0	639.0	699.0	633.0	566.0	952.0	779.0	639.0	719.0	506.0	872.0	739.0	919.0	806.0
Отношение подземной к надземной	9.2	11.5	4.5	5.5	3.0	5.7	9.0	2.9	3.2	2.7	2.8	5.5	3.8	3.0	2.2	3.0	3.2

получены в естественных травостоях стационара «Карачи» А. А. Титляновой (1971). Как показали наши данные, особенно снизились запасы подземной массы в более влажные осенние периоды 1969 и 1970 гг. Исключение составил засушливый 1971 г., когда величина летних запасов подземных органов или сохранялась неизменной до сентября, или была даже несколько выше.

Итак, во все годы наблюдений было выявлено следующее: убывание запасов подземной растительной массы от весны к раннелетнему периоду с последующим ее нарастанием к разгару лета. Следует указать, что на обоих луговых участках запасы подземных органов в разные годы варьировали примерно в одних и тех же пределах: на супесчаной почве — 600—1100, на суглинистой — 500—1000 г/м². Сходная закономерность отмечалась Л. Е. Родиным и Н. И. Базилевич (1965) в некоторых степных сообществах Алтайского края. На основании двухлетних наблюдений они высказали предположение, что запасы подземной растительной массы в разные годы сохраняются примерно на одном уровне.

Полученные нами трехлетние данные по динамике запасов подземной растительной массы позволили рассчитать ее годичный прирост в слое почвы 0—20 см. Эти данные приведены в работе Макаревич (1978а, табл. 36). В настоящее время ввиду отсутствия совершенного метода определения годичного прироста и интенсивности «корнеобмена» обычно годичный прирост определяют по разности между максимальной и минимальной массами, а интенсивность корнеобмена — отношением годичного прироста к максимальной массе (Dahlman, Kučera, 1965). Максимальные и минимальные величины подземной массы и ее годичный прирост по вариантам опыта и по годам изменялись мало (в пределах ошибки). Все указанные величины были несколько выше на супесчаной почве, однако отношение массы новых корней к максимальному запасу подземной массы на обоих участках оказывается почти одинаковым (0.4—0.45). Таким образом, показатель интенсивности обновления корневой массы в 40—45% позволяет предполагать, что по крайней мере $^2/_5$ от всей подземной массы ежегодно обновляются. Из этого следует, что полный корнеобмен в изучавшихся сообществах происходит не более чем за 2.5 года. Интересно, что рассчитанный ранее (Игнатенко и др., 1968) по данным одного года наблюдений показатель интенсивности обновления корней для слоя почвы 0—20 см равен 0.38, т. е. очень близок к нашему (0.40—0.45), хотя интервал времени между исследованиями составлял 7 лет. На корнеобмен луговых растений за три года указывали Н. П. Ремезов и др. (1963). Однако имеются литературные данные и о более интенсивном корнеобмене в травяных фитоценозах. Тӑк, по данным Титляновой (1971), на солончаково-разнотравно-бобово-вейниковом лугу в течение вегетационного сезона обновляется 80—90% корневого запаса. Возможно, что такая интенсивность корнеобмена обусловлена спецификой травостоя и экологическими условиями.

По имеющимся литературным данным (Шалыт, 1950; Понятовская, 1969; Андреева, 1958; Коротков, 1966; Игнатенко, Кириллова, 1970; Друзина, Макаревич, 1973, и др.) подземная масса в луговых сообществах значительно превышает надземную. Следует отметить, что часто авторы соотносят с общей подземной только живую надземную массу. Однако уже в работе Е. П. Матвеевой и др. (1971) при сравнении запасов надземной и подземной растительной массы в надземной учитывались живая и мертвая части. Мы придерживались такого же подхода при оценке количественного соотношения надземной и подземной масс (табл. 2). Как видно, в соотношении запасов подземных и надземных органов происходят сезонные и разногодичные изменения. Подземная растительная масса за вегетацию превышала надземную от 2 до 10 раз. Это зависело от фазы развития травостоя и от погодных условий, влияющих на запасы живой массы и опада текущего года, а также на интенсивность разложения растительной массы. В среднем за вегетационный период запас подземной массы превышал запас надземной в 4.5 раза.

ТАБЛИЦА 3

Динамика содержания зольных элементов и азота (в процентах от абсолютно сухого вещества) в подземной массе мелкозлаково-разнотравного сообщества на суглинистой почве

Сроки учета подземной массы	Нерастворимый остаток	Чистая зола	Si	Fe	Al	P	Ca	Mg	Mn	K	Na	S	Сумма зольных элементов	N общий
1969														
24 IV	5.83	4.90	0.95	0.21	0.32	0.01	0.32	0.43	0.01	0.17	0.05	0.15	2.62	0.68
29 V	9.30	4.43	0.86	0.26	0.08	0.06	0.49	0.27	0.03	0.16	0.03	0.12	2.93	0.65
18 VI	9.35	5.97	1.21	0.30	0.39	0.06	0.68	0.21	0.02	0.32	0.10	0.10	3.39	0.59
7 VII	9.22	3.52	0.64	0.13	0.11	0.07	0.43	0.24	0.02	0.15	0.04	0.09	1.92	0.60
9 IX	7.35	5.10	0.78	0.24	0.34	0.04	0.39	0.51	0.01	0.41	0.07	0.11	2.90	0.53
20 X	14.70	5.21	1.06	0.29	0.12	0.07	0.44	0.34	0.02	0.21	0.03	0.10	2.68	0.62
1970														
5 V	14.00	6.52	1.08	0.44	0.56	0.06	0.34	0.35	Сл.	0.46	0.06	0.14	3.49	0.67
10 VI	6.60	4.92	0.67	0.21	0.32	0.05	0.38	0.30	0.02	0.34	0.10	0.15	2.54	0.56
6 VII	9.52	4.91	0.96	0.27	0.08	0.03	0.65	0.35	0.02	0.13	0.01	0.08	2.58	0.49
15 IX	11.50	5.35	0.81	0.27	0.37	0.04	0.39	0.22	0.01	0.44	0.10	0.11	2.76	0.55
21 X	9.98	4.91	0.63	0.20	0.29	0.08	0.39	0.22	0.02	0.49	0.09	0.14	2.55	0.66
1971														
15 IV	13.82	5.98	0.78	0.62	0.37	0.09	0.30	0.16	0.03	0.58	0.05	0.16	3.14	0.53
13 V	7.49	4.58	0.56	0.49	0.25	0.09	0.34	0.12	0.03	0.58	0.06	0.15	2.67	0.58
15 VI	13.00	6.72	1.17	0.73	0.37	0.07	0.32	0.31	0.03	0.47	0.01	0.11	3.59	0.59
14 VII	13.22	4.12	0.56	0.08	0.23	0.13	0.43	0.25	0.01	0.24	0.02	0.10	2.05	0.59
15 IX	11.30	3.84	0.61	0.15	0.25	0.10	0.19	0.14	0.02	0.28	0.02	0.13	1.89	0.30
21 X	8.31	3.43	0.40	0.11	0.25	0.10	0.24	0.18	0.01	0.27	0.02	0.11	1.69	0.67

ТАБЛИЦА 4

Динамика содержания зольных элементов и азота (в процентах от абсолютно сухого вещества) в подземной массе разнотравно-мелкозлакового сообщества на супесчаной почве

Сроки учета подземной массы	Нерастворимый остаток	Чистая зола	Si	Fe	Al	P	Ca	Mg	Mn	K	Na	S	Сумма зольных элементов	N общий
1969														
24 IV	7.36	4.65	1.12	0.21	0.28	0.02	0.22	0.43	0.01	0.12	0.04	0.12	2.57	0.82
29 V	18.10	4.79	1.07	0.27	0.16	0.06	0.49	0.29	0.04	0.12	0.02	0.10	2.62	0.77
18 VI	7.95	5.85	1.26	0.26	0.32	0.04	0.46	0.27	0.02	0.48	0.11	0.10	3.32	0.74
7 VII	13.25	4.31	0.97	0.16	0.08	0.09	0.36	0.26	0.03	0.16	0.06	0.09	2.26	0.57
9 IX	11.10	6.02	1.16	0.35	0.35	0.07	0.51	0.65	0.01	0.40	0.07	0.09	3.66	0.84
20 X	17.40	4.83	0.89	0.27	0.11	0.08	0.49	0.33	0.05	0.18	0.03	0.10	2.53	0.53
1970														
5 V	20.30	6.60	1.37	0.32	0.44	0.07	0.22	0.43	0.04	0.35	0.06	0.10	3.40	0.78
10 VI	6.40	5.25	1.08	0.20	0.29	0.05	0.38	0.17	0.02	0.27	0.08	0.10	2.64	0.32
6 VII	11.40	5.45	1.16	0.32	0.07	0.03	0.60	0.37	Сл.	0.09	0.02	0.12	2.78	0.42
15 IX	17.55	4.87	0.72	0.27	0.35	0.05	0.39	0.18	0.01	0.47	0.07	0.10	2.61	0.82
21 X	11.80	4.36	0.72	0.17	0.25	0.07	0.49	0.15	0.01	0.33	0.08	0.09	2.36	0.53
1971														
15 IV	11.45	6.76	1.13	0.70	0.33	0.11	0.34	0.27	0.04	0.51	0.04	0.11	3.58	0.64
13 V	9.50	3.96	0.49	0.39	0.19	0.10	0.16	0.23	0.02	0.44	0.05	0.12	2.19	0.57
15 VI	13.90	6.04	1.02	0.56	0.38	0.10	0.63	0.10	0.03	0.27	0.01	0.10	3.20	0.55
14 VII	11.20	4.50	0.68	0.20	0.23	0.13	0.33	0.27	0.02	0.27	0.03	0.15	2.31	0.54
15 IX	11.50	4.33	0.91	0.18	0.24	0.10	0.24	0.19	0.02	0.26	0.03	0.08	2.25	0.37
21 X	13.25	3.58	0.55	0.18	0.19	0.08	0.21	0.16	0.02	0.29	0.02	0.09	1.79	0.48

ТАБЛИЦА 5

Динамика запасов зольных элементов в надземной и подземной растительной массе луговых сообществ, г/м²

Растительная масса	Годы наблюдений																
	1969						1970					1971					
	24 IV	29 V	18 VI	7 VII	9 IX	20 X	5 V	10 VI	6 VII	15 IX	21 X	15 IV	13 V	15 VI	14 VII	15 IX	21 X
Разнотравно-мелкозлаковое сообщество																	
Надземная																	
Живая	0.25	3.41	7.89	9.32	4.48	0.74	0.72	8.02	7.11	7.22	3.74	0.62	1.10	8.08	7.94	2.24	0.54
Мертвая	2.74	0.74	0.98	1.06	3.88	5.25	2.43	2.30	4.87	5.25	5.24	5.61	4.48	5.41	5.28	5.55	6.26
Всего . . .	2.99	4.15	8.87	10.38	8.36	5.99	3.15	10.32	11.98	12.47	8.98	6.23	5.58	13.49	13.22	7.79	6.80
Подземная (общая)	17.74	25.80	29.40	24.38	29.72	30.85	24.44	16.89	29.94	24.48	22.21	31.41	14.90	35.80	24.05	24.55	18.26
Мелкозлаково-разнотравное сообщество																	
Надземная																	
Живая	0.19	1.90	7.50	5.28	5.56	0.44	0.63	5.37	6.77	5.08	3.19	0.53	0.99	7.75	8.21	2.22	0.27
Мертвая	2.56	0.65	0.61	0.62	3.16	5.16	1.30	1.59	2.71	5.75	5.44	3.68	3.11	4.13	3.45	5.25	6.09
Всего . . .	2.75	2.55	8.11	5.90	8.72	5.60	1.93	6.96	9.48	10.83	8.63	4.21	4.10	11.88	11.66	7.47	6.36
Подземная (общая)	12.85	19.81	28.15	16.92	18.50	18.74	22.07	14.36	24.55	21.64	16.33	22.70	13.63	31.38	15.18	17.36	13.79

ТАБЛИЦА 6

Динамика запасов азота в надземной и подземной растительной массе луговых сообществ, г/м²

Растительная масса	Годы наблюдений																
	1969						1970					1971					
	24 IV	29 V	18 VI	7 VII	9 IX	20 X	5 V	10 VI	6 VII	15 IX	21 X	15 IV	13 V	15 VI	14 VII	15 IX	21 X
Разнотравно-мелкозлаковое сообщество																	
Надземная																	
Живая	0.12	1.31	2.13	2.13	1.06	0.13	0.39	2.76	2.13	1.74	0.75	0.12	0.23	1.84	1.01	0.52	0.12
Мертвая	0.53	0.16	0.17	0.18	0.46	0.46	0.47	0.56	0.84	1.25	0.93	0.91	1.03	1.15	1.53	1.12	1.29
Всего . . .	0.65	1.47	2.30	2.31	1.52	0.59	0.86	3.32	2.97	2.99	1.68	1.03	1.26	2.99	2.54	1.64	1.41
Подземная (общая)	5.65	7.55	6.55	6.14	6.82	6.52	5.60	3.32	4.53	7.70	4.98	5.58	3.84	6.07	5.61	4.02	4.86
Мелкозлаково-разнотравное сообщество																	
Надземная																	
Живая	0.09	0.90	1.67	1.04	1.10	0.13	0.34	2.17	1.70	1.07	0.61	0.09	0.26	1.15	1.25	0.38	0.06
Мертвая	0.48	0.11	0.09	0.12	0.42	0.60	0.33	0.52	0.44	0.84	0.78	0.60	0.59	0.72	0.75	1.47	1.33
Всего . . .	0.57	1.01	1.76	1.16	1.52	0.73	0.67	2.69	2.14	1.91	1.39	0.69	0.85	1.87	2.00	1.85	1.39
Подземная (общая)	3.34	5.45	4.90	5.30	3.39	4.34	4.24	3.17	4.67	4.28	4.22	3.81	2.94	5.15	4.36	4.41	5.40

Химический анализ подземной растительной массы (табл. 3 и 4) показал, что зольность ее в течение всего периода вегетации оставалась ниже, чем зеленой массы, варьируя в пределах 4—6%. Значительную часть золы составляли Si, Ca, Fe, Al. Обращает на себя внимание низкое содержание K (до 0.5%). Накопление в подземной массе Mn не превышало 0.05, Na и P — 0.10, S — 0.15%. Содержание последних мало изменялось по годам. Содержание Ca, Mg, K, Si, Fe и Al изменялось как по фазам вегетации луга, так и по годам в зависимости от изменения соотношения между видами и фазы их развития (Макаревич, 1978а). При этом сумма зольных элементов за вегетационный период в разные годы варьировала примерно в одних и тех же пределах от 1.7 до 3.6%, что можно объяснить устойчивостью флористического состава травостоев опытных участков (Макаревич, 1978а). В итоге исследований было установлено, что основную массу золы подземных органов составляли такие элементы, как Si (20—40%), Fe и Al (20—30%). Летом наблюдалось максимальное накопление Ca (20—25%) и минимальное — K (4—10%). Содержание азота в подземной массе не превышало 0.8%, что в 1.5 —2 раза меньше, чем в зеленой надземной. Были выявлены (табл. 5) минимальные запасы зольных элементов в подземной массе разнотравно-мелкозлакового (15—17 г/м^2) и мелкозлаково-разнотравного (13—14 г/м^2) сообществ, а также максимальные соответственно — 30—36 и 25—31 г/м^2. Запасы азота соответственно были: минимальные 3—5 и 3—4, максимальные 6—8 и 4—5 г/м^2 (табл. 6). Отсюда следует, что запасы зольных элементов и азота в подземной массе исследовавшихся сообществ за период вегетации изменялись примерно в 2 раза.

В результате исследований установлено, что обновление корневой системы травостоев мелкозлаково-разнотравного и разнотравно-мелкозлакового сообществ происходит за 2.5 года. В этих сообществах на почвах разного механического состава отмечается сходная закономерность в сезонной динамике запасов подземной растительной массы и ее химизма (при бóльших запасах в разнотравно-мелкозлаковом травостое).

Запасы подземных органов, зольных элементов и азота, изменяясь в течение вегетационного периода, в разные годы варьировали почти в одних и тех же пределах. Выявленная стабильность запасов и химизма подземной растительной массы исследовавшихся луговых сообществ определяется устойчивостью их флористического состава.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Д. М. (1958). К характеристике зольного обмена между травянистой растительностью и почвой на суходольных лугах лесной зоны. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3. — Барановская А. В. (1960). О сезонной изменчивости химических свойств почв лесной зоны. В кн.: Сборник работ Центрального музея почвоведения им. В. В. Докучаева, 3. М.—Л. — Быкова Л. Н., Н. Г. Зырин. (1960). Значение корней травянистой растительности в круговороте азота и зольных элементов. Вестн. МГУ, сер. биол. и почв., 6, 3. — Горышина Н. Г. (1978). Микроклиматическая характеристика температурного режима. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л. — Друзина В. Д., В. Н. Макаревич. (1973). К методике изучения общих и по-фракционных запасов растительной массы и зольного состава луговых растительных сообществ. Бот. ж., 58, 12. — Дылис Н. В. (1978). Основы биогеоценологии. — Зыкина Л. В. (1978). Некоторые данные по изучению численности, биомассы и продуктивности бактерий. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л. — Игнатенко И. В., В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова. (1978). Почвенные условия. Общая характеристика. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л. — Игнатенко И. В., В. Д. Друзина, Г. П. Меньшикова, Е. Д. Мирошниченко. (1970). Почвы опытных участков и изменение их свойств при залужении и разных способах использования луга. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 18. — Игнатенко И. В., В. П. Кириллова. (1970). Запасы фитомассы в луговых сообществах на разных почвах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 18. — Игнатенко И. В., В. П. Кириллова, В. Н. Макаревич. (1969). Динамика накопления и разложения фитомассы мелкозлаково-разнотравного луга. В кн.: Пробл. бот., 11. — Игнатенко И. В., В. П. Кириллова, В. М. Понятовская. (1968). Динамика фитомассы мелкозлаково-разнотравного сообщества. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы.

Междунар. симпозиум СССР. — Кириллова В. П. (1978). Почвенные условия. Динамика влажности. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л. — Коротков А. А. (1966). О биологической аккумуляции зольных элементов полевыми культурами на дерново-подзолистых почвах. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 105, 1. — Крым И. Я. (1960). О роли корней многолетних трав в гумусообразовании и накоплении зольных элементов. В кн.: Сборник работ Центрального музея почвоведения им. В. В. Докучаева, 3. М.—Л. — Ларин И. В., П. П. Бегучев, Т. А. Работнов, И. П. Леонтьева. (1975). Луговодство и пастбищное хозяйство. — Макаревич В. Н. (1971). Некоторые результаты круглогодичных исследований первичной биологической продуктивности луговых растительных сообществ. Бот. ж., 56, 1. — Макаревич В. Н. (1978а). Динамика растительной массы с учетом ее структурного состава. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л. — Макаревич В. Н. (1978б). Характеристика стационарных луговых участков. Погодные условия. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л. — Матвеева Е. П., А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1960). Ботанико-кормовая характеристика природных районов Ленинградской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 12. — Матвеева Е. П., В. М. Понятовская, И. В. Сырокомская. (1971). Биологическая продуктивность наиболее распространенных типов лугов Советской Прибалтики. В кн.: Биологическая продуктивность луговых сообществ. Л. — Понятовская В. М. (1956). Корневые системы важнейших злаков и бобовых Калининградской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 10. — Ремезов П. П., Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. (1963). Методические указания к изучению биологического круговорота зольных элементов и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса. Бот. ж., 48, 6. — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного шара. — Титлянова А. А. (1971). Изучение биологического круговорота в биогеоценозе. Методическое руководство. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.—Л. — Шалыт М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 6. — Шенников А. П. (1928). Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. обл. с.-х. оп. ст., 2. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, 1. — Dalman R. C., Kučera C. L. (1965). Root productivity and turnover in native prairie. Ecology.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1979.

УДК 582.662 (479.25)

Ж. А. Акопян

О ВИДАХ РОДА *HALANTHIUM* (*CHENOPODIACEAE*) В АРМЕНИИ

Z. A. AKOPIAN. ON THE SPECIES OF THE GENUS *HALANTHIUM* (*CHENOPODIACEAE*) IN ARMENIA

Обобщены и дополнены диагностические признаки, подтверждающие видовую самостоятельность *Halanthium rarifolium* и *H. kulpianum*. *H. roseum* рассматривается в качестве синонима к *H. kulpianum*.

Род *Halanthium* C. Koch характерен для Атропатенской подпровинции Армено-Иранской флористической провинции. В нем насчитывается пять видов, из которых следующие четыре в литературе и в гербариях указываются для Южного Закавказья: *Halanthium rarifolium* C. Koch (=*H. rariflorum* auct., lapsus calami), *H. kulpianum* (C. Koch) Bunge, *H. roseum*, *H. pilosum* (Pall.) Benth. ex Volkens (=*Gamanthus pilosus* (Pall.) Bunge).[1]

[1] Во «Флоре Еревана» (1972) приводится *H. pilosum* для гипсоносных склонов Чимана. Достоверных образцов этого вида из Армении нам видеть не удалось. Единственный гербарный лист с экземплярами, собранными в Чимане (31 V 1948), хранится в Гербарии отдела флоры и растительности Армении БИН АН АрмССР; однако эти экземпляры, определенные как *Gamanthus pilosus*, на самом деле являются проростками *Halanthium rarifolium*, так как на них отсутствует опушение из длинных, жестких (!), оттопыренных, членистых, щетиновидных волосков.

Ниже изложены результаты наблюдений в природе и анализа гербарных материалов Ботанического института АН АрмССР (ERE), Ереванского государственного университета (EREU), Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), а также материалы по этому роду, собранные нами в различных пунктах Армении.

В Армении *H. rarifolium* произрастает на территории Ереванского флористического района повсюду. Вид характеризуется следующими константными морфологическими признаками, имеющими диагностическое значение: форма прицветничков и листочков околоцветника, размеры и особенности строения пыльника и придатка на нем, форма пестика, размеры плода, строение и размеры зародыша. Весьма незначительно варьируют длина прицветничков, листочков околоцветника, пестика (в пределах 1—1.2 мм) и отношение длины рылец к длине столбика (от 1 : 1 до 1 : 1.5). Наиболее изменчивы высота растения, интенсивность ветвления, размеры листьев, величина крыльев, развивающихся на листочках околоцветника в период плодоношения.

Значительно варьируют окраска придатков на пыльниках и степень опушенности растения в онтогенезе. К сожалению, эти столь изменчивые признаки использованы в качестве диагностических для выделения внутривидовых таксонов: *H. rarifolium* ssp. *lanatum* Iljin — придатки пыльников серно-желтые; var. *belangeri* (Moq.) Bunge — придатки пыльников беловатые; var. *aucheranum* Boiss. — остающееся опушение из спутанных мелких волосков в виде рыхлого войлочка; var. *abichii* (C. Koch) Bunge — опушение, рано исчезающее, или растения почти совсем голые.

По нашим наблюдениям, в популяциях растений с белыми придатками на пыльниках (окрестности селений Енгиджа и Каралар, мергелистые известняки) встречаются многочисленные экземпляры с придатками различных оттенков желтого цвета; нередко цвет придатка (от белого до кремово-желтого) разный на одном растении.

Варьирует в популяциях и изменяется в онтогенезе также степень опушенности растения. Изучение вида в онтогенезе показало, что для *H. rarifolium* характерно опушение из длинных многоклеточных волосков, очень густое на проростках. В верхних ярусах растения волоски более короткие. Однако опушение никогда не сохраняется полностью, варьирует лишь степень его стираемости в различные фенологические фазы развития и в зависимости от условий местообитания. Так, например, у растений, произрастающих на третичных красных глинах в окрестностях сел. Зовашен (сел. Джанатлу), опушение почти полностью исчезает к концу цветения, в меньшей степени и значительно позже (к концу плодоношения) стирается опушение у особей, обитающих на пухлых солончаках (окрестности ст. Арарат).

Рассмотренные признаки ввиду их значительной вариабельности не могут иметь диагностического значения. По-видимому, в данном случае мы имеем дело с намечающимися эдафическими экотипами, характерными для красных глин, солончаков или мергелистых известняков.

Я. И. Мулкиджанян (1956) объединил *H. rarifolium*, *H. kulpianum*, *H. roseum* в один вид *H. rarifolium*.

Однако еще М. М. Ильин (1936), приводя *H. kulpianum* для Южного Закавказья, четко отличает его от *H. rarifolium* по ряду признаков. У *H. kulpianum* прицветные листья и прицветнички тупые, придатки пыльников на короткой ножке, около 0.25—0.5 мм дл., гнезда пыльников на $^1/_3$ свободные, рыльца во много раз длиннее короткого столбика. У *H. rarifolium* прицветные листья и прицветнички острые или остроконечные, придатки пыльников на длинной ножке, около 1 мм дл., гнезда пыльников на конце, до середины или немного более свободные, рыльца короче столбика или ему почти равны.

В. П. Бочанцев (1959) в примечании к работе, посвященной систематике родов *Halanthium* и *Gamanthus* Bunge, также пишет, что объединение *H. rarifolium* и *H. kulpianum* в один вид неубедительно, так как острые листья и прицветнички, как и развитые крылья у первого и тупые листья и при-

цветнички, а также слабо выраженные крылья у второго хорошо их различают.

С целью выявления константных морфологических признаков *H. kulpianum* нами проанализированы и сопоставлены с типом (LE) серии экземпляров из различных популяций. Полученные данные подтверждают видовую самостоятельность *H. kulpianum*. Вид характеризуется рядом стойких признаков, отличающих его от *H. rarifolium*. Ниже обобщены дополненные нами основные отличия двух видов.

H. rarifolium	*H. kulpianum*
Растение от самого основания ветвистое, первая пара листьев и побегов всегда супротивные.	Растение ветвистое не от самого основания. Листья и ветви с самого начала очередные.
Прицветные листья и прицветнички с остроконечием.	Прицветные листья и прицветнички тупые.
Прицветнички короче околоцветника или равны ему.	Прицветнички длиннее околоцветника.
Придатки на пыльниках грибковидно-пузырчатые, на длинной ножке до 1.5 мм дл.	Придатки на пыльниках широкояйцевидно- или округло-пузырчатые, на короткой ножке 0.5—0.7 мм дл., иногда почти сидячие.
Гнезда пыльников до половины сросшиеся друг с другом и со связником.	Гнезда пыльников на $^2/_3$ или более сросшиеся друг с другом и со связником.
Тычиночные нити всегда одинаковой длины.	Нередко 1—3 тычиночные нити в 2 раза или более короче остальных.
Рыльца шиловидные, равны или несколько короче столбика.	Рыльца нитевидные, в 3 раза или более длиннее короткого столбика.
Основания прицветничков незначительно твердеющие и неплотно прилегающие к плоду.	Основания прицветничков сильно твердеющие и плотно прилегающие к плоду.
Плоды обычно с тремя (третье рудиментарное) пурпуровыми, пленчатыми, крыловидными выростами, развивающимися на долях околоцветника несколько выше середины, иногда с недоразвитыми крыльями или бескрылые.	Плоды с двумя кремово-желтыми, твердыми, всегда рудиментарными крыльями, развивающимися ниже середины долей околоцветника.
Зародыш с двумя одинаковой величины зачатками листьев в пазухах семядолей.	Зародыш с четырьмя неодинаковой величины зачатками листьев в пазухах семядолей.

Таким образом, несмотря на кажущуюся габитуальную неоднородность *H. kulpianum* характеризуется рядом стойких признаков, имеющих диагностическую ценность. В то же время характер изменчивости свидетельствует о расхождении некоторых морфологических признаков *H. rarifolium* и *H. kulpianum*, а не об образовании переходов. Так, например, в отличие от *H. rarifolium* у *H. kulpianum* варьируют форма верхушки листочка околоцветника, форма и размеры придатка на пыльнике, длина тычиночных нитей в одном цветке. Изучение придатка на пыльниках[2] *H. kulpianum* выявило тенденцию их к измельчению и изменению формы. В случае, если диаметр варьирует от 1.7 до 2.2 мм, придатки широкояйцевидные, если же диаметр придатков составляет 0.8—1 мм, то они округлые. Варьируют

---

[2] Изменяется и окраска придатка; нам приходилось видеть *H. kulpianum* с желтыми придатками на пыльниках. По М. М. Ильину (1936) и А. А. Гроссгейму (1945), придатки у *H. kulpianum* розового или белого цвета.

у *H. kulpianum* степень срастания гнезд пыльника друг с другом и со связником (от $^2/_3$ до $^3/_4$ длины), а также отношение длины рылец к длине столбика (от 3 : 1 до 4 : 1), причем эти признаки изменяются коррелятивно с обратной зависимостью.

Константным морфологическим признаком для *H. kulpianum* является величина крыловидных выростов, развивающихся на листочках околоцветника в период плодоношения; в отличие от *H. rarifolium* у *H. kulpianum* крылья всегда рудиментарные.

В ряде флористических сводок наличие или отсутствие крыльев при плодах применяется как один из основных признаков в разграничении родов *Halanthium* и *Gamanthus*, а величина крыльев — видов рода *Halanthium*: *H. rarifolium*, *H. kulpianum* и *H. pilosum*. Изучение морфолого-биологических особенностей рода *Halanthium* выявило, что образование крыльев при плодах является признаком непостоянным, находящимся в зависимости от метеорологических условий года. Нередко можно наблюдать, что в дождливую осень с ранними холодами крылья при плодах *H. rarifolium* остаются рудиментарными или вовсе не развиваются. Варьируя у *H. rarifolium*, этот признак постоянен у *H. kulpianum* и *H. pilosum*.

Таким образом, величина крыльев при плодах может служить лишь дополнительной характеристикой вида в роде *Halanthium*.

Нами наблюдалось, что в пазухах семядолей зародыша *H. rarifolium* и *H. kulpianum* закладывается неодинаковое число зачатков настоящих листьев. У *H. rarifolium* их всегда два, одинаковой величины, у *H. kulpianum* — четыре: два крупных, почти одинаковой величины, третий и четвертый очень небольшие. Это константный признак, и мы предлагаем использовать его в качестве диагностического.

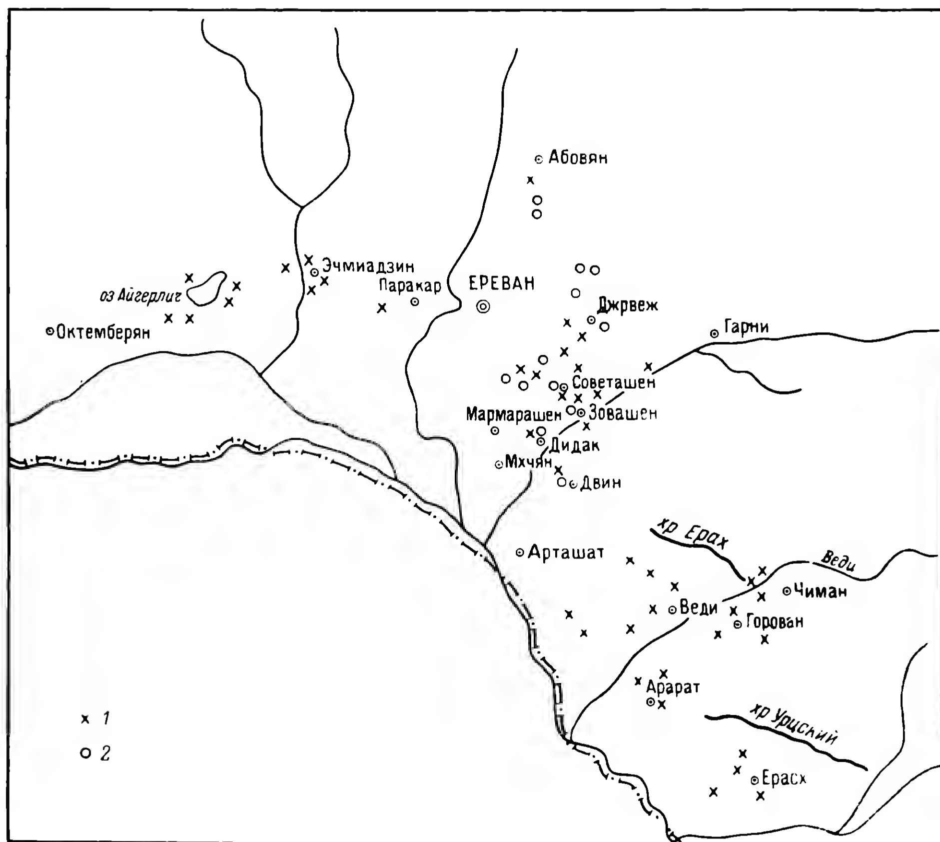
В отличие от *H. rarifolium*, имеющего широкое распространение в Армянской ССР, *H. kulpianum* в основном приурочен здесь к красным глинам окрестностей Еревана, где образует небольшие популяции. Нередко популяции *H. rarifolium* и *H. kulpianum* произрастают в непосредственной близости (как, например, в окрестностях с. Дидак). Интересно, что даже в зоне контакта популяций нами не были обнаружены промежуточные формы, что, по-видимому, также свидетельствует о видовой самостоятельности *H. rarifolium* и *H. kulpianum*.

Мы изучили *H. kulpianum* в следующих местонахождениях: в окрестностях сел. Зовашен, на третичных красных глинах (октябрь 1976 г.), в окрестностях сел. Дидак, на пологом глинистом холме (июль 1977 г.), на третичных красных глинах по холмам вдоль дороги Ереван—сел. Советашен (май—июнь 1979 г.).

Так как в практике определения растений *H. kulpianum* обычно смешивался с *H. rarifolium* и определялся как последний, мы считаем нелишним привести изученные экземпляры *H. kulpianum*, хранящиеся в Гербариях Армении.

Ереван — сел. Агбаш, красные глины, северный склон, 5 V 1947, Я. Мулкиджанян, Ш. Асланян (ERE, n° 47 060); окр. Еревана, красные глины по пути в сел. Аг-Даг, 20 VI 1947, Р. Карапетян, Ш. Асланян (ERE, n° 47 067); Ереван, сел. Вардашен, красные гипсоносные глины, 8 V 1954, Я. И. Мулкиджанян (ERE, n° 58 965); окр. Еревана, Ереван — Советашен, у дороги, 2 VIII 1967, В. Манакян (ERE, n° 87 504); Ереван—Советашен, красные глины, на юго-восточном склоне, Э. Габриелян, Я. Мулкиджанян (ERE, n° 73 310); Ереван, красные глины, 23 V 1959. Тахтаджян, Мулкиджанян, Габриелян (ERE, n° 73 309); окр. Еревана, красные глины, 30 V 1956, Я. Мулкиджанян, А. Барсегян; Арташатский р-н, между Ереваном и Советашеном, 27 VI 1972, Я. Мулкиджанян, В. Манакян (ERE, n° 106 924); окр. Тохмах-гела, гипсоносные красные глины, 10 VII 1948, А. Оганесян (EREU, n° 5174); Ереван, окр. Джрвежа, красные глины, 5 IV 1955, А. Оганесян (EREU, n° 564); Ереван, окр. Нупарашена, на красных глинах, 21 IV 1944, А. Оганесян (EREU, n° 565).

М. М. Ильин (1936) для Южного Закавказья приводит *H. roseum* (Trautv.) Iljin. *H. kulpianum* var. *roseum* Trautv. был возведен Ильиным



Карта распространения видов рода *Halanthium* C. Koch в Армении.

1 — *H. rarifolium* C. Koch, 2 — *H. kulpianum* (C. Koch) Bunge.
Карта-основа взята из «Флоры Еревана» (А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров, 1972).

в ранг вида на основании следующего признака: «листья, особенно верхние, и стебли вверху густо покрыты мучнистым налетом в виде пузырьков».

Изучение типового экземпляра (LE) выявило, что *H. roseum* описан по растению, собранному в конце цветения. Как показывают наши наблюдения над растениями в онтогенезе, соли, откладывающиеся в прилегающих к эпидерме слоях коровой паренхимы стебля и паренхимы листьев и образующие вздутия эпидермы, к концу цветения и в период плодоношения выделяются в виде белых или буреющих кристаллов на поверхности растения; нередко происходит вымывание солей, а вздутия эпидермы в виде пузырьков сохраняются.

Таким образом, то, что называют «густым мучнистым налетом в виде пузырьков» или «мучнистым налетом от пузыревидных сидячих волосков» (Ильин, 1936), на самом деле очень густые выделения кристаллов солей, ведущие к модификациям эпидермы. Описанное явление в равной мере характерно как для *H. kulpianum*, так и для *H. rarifolium* и более или менее ярко выражено на отдельных экземплярах в различные фазы развития этих видов. Так как этот признак не может служить в качестве диагностического, то *H. roseum* мы склонны рассматривать в качестве синонима *H. kulpianum*.

Таким образом, на основании изученного материала можно говорить о произрастании в Армении двух видов рода *Halanthium*: *H. rarifolium* и *H. kulpianum*.

Приводим карту распространения видов в Армении (см. рисунок).

ЛИТЕРАТУРА

Бочанцев В. П. (1959). Критические заметки о *Chenopodiaceae*. III. Бот. мат. (Ленинград), XIX. — Гроссгейм А. А. (1945). Флора Кавказа, изд. 2-е, III. — Ильин М. М. (1936). *Chenopodiaceae*. Флора СССР, VI. — Я. И. Мулкиджанян. (1956). *Chenopodiaceae*. Флора Армении, 2. — Тахтаджян А. Л., Ан. А. Федоров. (1972). Флора Еревана. Л.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 25 VII 1979.

УДК 581.9 (571.56+235.31)

Ю. П. Кожевников, М. Д. Андреева

ИНТЕРЕСНЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА СЕВЕРЕ ЯКУТИИ И СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ПУТОРАНЫ

YU. P. KOZHEVNIKOV, M. D. ANDREEVA. INTERESTING FLORISTIC FINDINGS IN THE NORTH YAKUTIA AND THE NORTH-WEST OF THE PUTORANA PLATEAU

Перечислены наиболее интересные флористические находки полевых сезонов 1977—1978 гг., которые представляют дополнение к флористическим трудам по Якутии и Путоране. Приведены некоторые редкие виды, находки которых существенны для флористического градиентного анализа.

В 1977—1978 гг. авторы принимали участие в работе Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Исследования растительного покрова проводились на р. Индигирке в Абыйской низменности, на р. Березовке (приток р. Колымы, в 100 км от пос. Среднеколымск), на Колыме (пос. Черский, пос. Михалкино), на северо-западе плато Путорана (пос. Валек, пос. Талнах, оз. Кета). В ходе изучения растительного покрова в названных районах были выявлены новые для соответствующих флор виды и установлены крайние местонахождения ряда видов, интересных в географическом отношении. Этим находкам и посвящено данное сообщение. О флористической новизне включенных в статью видов мы судим по сводным работам «Определитель высших растений Якутии» (Андреев и др., 1974) и «Флора Путорана» (1976). Мы включили также в этот перечень ряд редких в посещенных пунктах видов, являющихся климатическими индикаторами и представляющих фактическую основу для градиентного анализа флористических изменений в пространстве.

Pinus pumila (Pall.) Regel. По Колыме кедровый стланик распространен на север почти до границы леса. В окрестностях пос. Черский он изредка встречается и на высокой террасе р. Пантелеихи, но в основном произрастает на сопках, где образует пояс. На ближайших к пос. Черский сопках стланик не растет на вершинах, хотя лиственница на них обитает в значительном количестве. В районе мыса Егоровича стланик поднимается до вершин сопок, т. е. на высоту 400—500 м над ур. м., тогда как лиственница поднимается только до 200—300 м. От мыса Егоровича до северного побережья — приблизительно 60 км. Хотя стланик в этом районе хорошо виден на горах уже издали, сведений о его произрастании здесь не имелось (Караваев, Скрябин, 1971; Кабанов, 1977).

Agrostis stolonifera L. Найден на Индигирке, Колыме (р. Березовка, пос. Черский) и северо-западе Путораны. Растет на речных илистых и озерных галечниках. Образцы с оз. Кета относятся к ssp. *straminea* (C. Hartm.) Tzvel. Ранее не приводился ни для Якутии, ни для Путораны, хотя для Якутии указан еще В. А. Петровым (1930) как *A. stolonizans*

Trisetum sibiricum Rupr. ssp. *sibiricum*. Обитает близ пос. Валек, на мезоморфном участке слегка всхолмленной озерной равнины и около оз. Кета в составе луговой растительности по кромке низкой надозерной террасы, во влажной ложбине на склоне увала и в березовом лесу на склоне низкой горы. Таким образом, кроме ssp. *litorale* Rupr. ex Roshev., указанной авторами «Флоры Путораны», на плато Путорана распространен и типовой подвид данного вида. На суглинистом склоне к оз. Кета оба подвида произрастают рядом, совместно с *Festuca rubra* ssp. *arctica* (Hack.) Govor., *Poa alpina* L., *P. attenuata* Trin. s. l. (aff. ssp. *botryoides* (Trin.) Tzvel.).

Elymus sajanensis (Nevski) Tzvel. ssp. *villosus* (V. Vassil.) Tzvel. Обнаружен на редкотравных участках галечников оз. Кета. Здесь же встречены гибриды данного вида с *E. macrourus* (Turcz.) Tzvel.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. Во «Флоре Путораны» этот вид показан только для восточной части плато. Однако он встречается и на северо-западе Путораны, слагая небольшие по площади кобрезники в верхних частях горных склонов близ пос. Талнах.

Carex capitata L. Собрана близ оз. Кета, на валунно-суглинистом вязком берегу озера, вместе с *Sagina nodosa* (L.) Fenzl, *Ranunculus borealis* Trautv., *Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kük. Во «Флоре Путораны» вид не был указан для северо-запада плато.

Carex lapponica O. Lang. Близ пос. Валек, по краю болотистого озерка, в низине. Район оз. Кета, зеленомошный берег озера (не оз. Кета).

Lemna minor L. Небольшое озерко близ пос. Валек.

Lemna trisulca L. Вместе с предыдущим видом. Оба вида найдены в одном месте и, возможно, представляют результат недавнего заноса человеком. Занос птицами следует исключить, так как озерко с рясками находится близ тропы, по которой постоянно ходят люди. Кроме того, озерко лежит среди возвышений, а водоплавающие птицы избегают садиться на такие озерки.

Juncus longirostris Kuvajev. Вид описан с Путораны (Куваев, 1972). Собран нами близ оз. Кета, на сыром наилке с осочником (пока это — крайняя северо-западная точка его ареала). Авторы «Флоры Путораны» отметили, что этот вид представляет как бы крайне редуцированную форму *J. leucochlamys* Zing. ex V. Krecz. В. Б. Куваев неправ, сближая свой вид с *J. biglumis* L. Нам представляется, что *J. longirostris* возник на основе гибридизации *J. biglumis* и *J. leucochlamys*. На суглинистых пятнах в разреженных лиственничниках оба вида иногда растут рядом. Возможно, что гибридные популяции *J. longirostris* образуются всюду, где родительские виды растут по соседству. По-видимому, условия для этого существуют вдоль всей северной окраины тайги в Азии, где и распространен *J. longirostris*.

Populus tremula L. Река Березовка, на крутом южном склоне высокой гряды с различными остепненными участками. Было встречено две группы молодых, неплодоносящих осин высотой до 4 м. На благоприятном в тепловом отношении общем фоне (обширный, несколько километров длиной и до 80 м высотой южный склон) осины растут в максимально подходящих для них локальных условиях — близ крупных скал, являющихся своего рода тепловыми рефлекторами. Крупных деревьев осин в этом районе нет и следует полагать, что семена были занесены на склоны к р. Березовке по воздуху 30—40 лет назад, после гигантского пожара, в значительной мере оголившего этот склон от лиственницы.

В. Л. Комаров (1962) показал северную границу распространения осины значительно севернее р. Березовки, но, по-видимому, он основывался на местонахождениях, подобных березовским. Можно предположить, что осина сокращает на Колыме свой ареал.

Salix udensis Trautv. et Mey. Пос. Михалкино, густой ивняк 2 м выс., на надпойменной террасе Колымы. Этот вид, таким образом, почти достигает северного побережья.

Alnus fruticosa Rupr. f. arborescens Ju. Kozhevn. forma nova. Arbor ad 8 m alt.

Typus: Putorana, lacus Keta, Salicetum secundum fluvium, 5 VII 1978, Ju. Kozhevnikov, M. Andreeva (LE).

Древовидная форма кустарниковой ольхи сразу привлекает внимание. Она встретилась нам на реках Индигирке и Колыме и на Путоране. Ее облик настолько необычен, что принять ее за *A. fruticosa*, на первый взгляд, кажется невозможным. Однако выяснилось, что, кроме древовидной жизненной формы (высота дерева до 8 м, диаметр ствола близ основания до 15 см), эти растения не имеют иных отличий от более привычной кустарниковой формы.

О том, что *A. fruticosa* имеет две жизненные формы, знал еще монограф этого рода В. Л. Комаров (1936). Уже во «Флоре полуострова Камчатки» он писал: «Соединяя азиатские формы в один вид *A. fruticosa* Rupr., я должен оговориться, что на юге это деревья, а на севере только кустарниковые формы» (Комаров, цит. по: 1951, с. 427). Древовидную и кустарниковую формы необходимо различать для ареалогического анализа. Поскольку по гербарным образцам обычно невозможно установить жизненную форму, в полевых этикетках нужно сразу указывать — с дерева или с кустарника взяты ветви для гербария.

Древовидная форма *A. fruticosa* приурочена к наиболее теплым местам. На надпойменных террасах, особенно у подножий южных склонов гряд, отражающих тепло, она часто образует значительную примесь в ивовых лесках. Эта форма является экологическим индикатором в местах ее произрастания. Древовидная *A. fruticosa* распространена в тех же районах, что и кустарниковая форма этого вида. Последняя более обычна и встречается как на низших гипсометрических уровнях, так и высоко в горах. Кустарниковая форма выступает в качестве доминанта кустарникового яруса в подгольцовом поясе на Путоране, а на северо-востоке Якутии значительно примешивается к *Pinus pumila*, образующему заросли.

Monolepis asiatica Fisch. et Mey. Низовья Колымы, пос. Михалкино, на торфянистом субстрате. Близ пос. Черский, в подзоне северной тайги, этот вид уже очень редок, однако вдоль Колымы он проникает до устья этой реки в тундровую зону подобно многим другим бореальным видам: *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Trisetum sibiricum* Rupr. s. str., *Rumex sibiricus* Hult., *Lathyrus pilosus* Cham., *Carex dichroa* Freyn и др.

Stellaria graminea L. Оз. Кета, валунный низкий берег озерка.

Stellaria palustris Retz. Оз. Кета, валунный берег, вместе с *Saxifraga cernua* L., *Rorippa palustris* (Leyss.) Bess., *Potentilla stipularis* L., *Minuartia stricta* (Sw.) Hiern и др. Этот и предыдущий вид лишь по какому-то недоразумению не вошли во «Флору Путораны».

Stellaria fontana M. Pop. Всхолмленная равнина близ пос. Валек, на сыром понижении с гигрофильной растительностью на малоиспользуемой дороге и во влажных зарослях ивы с осоками.

Находка этого вида, который до сих пор считался обитателем Памиро-Алая и Тянь-Шаня, любопытна не столько в географическом, сколько в систематическом отношении. По всей вероятности, данный вид представляет собой какую-то генетическую форму *S. palustris*. Однако недостаток фактического материала принуждает нас пока рассматривать эту форму в качестве вида.

Stellaria ciliatosepala Trautv. Близ оз. Кета, на луговом подножии надозерной террасы.

Stellaria crassifolia Ehrh. Близ пос. Валек, в сыром понижении с сорно-луговой растительностью.

Sagina intermedia Fenzl. На каменистом участке среди лиственничника на шлейфе горы близ пос. Талнах.

Subularia aquatica L. Вид найден в изобилии в маленьком мелководном озерке, представляющем отчлененный заливчик оз. Кета. Вода в озерке хорошо прогревается и, кроме шильника, в нем обильны *Potamogeton filiformis* Pers., *P. alpinus* Balb., *Batrachium trichophyllum* (Chaix) van den Bosch, *B. aquatile* (L.) Dumort., *Callitriche palustris* L. (указана авторами «Флоры Путораны» лишь для юга плато). Шильник представляет на Путоране уникальную находку, так как ближайшие его местонахожде-

ния это — Телецкое озеро на Алтае и оз. Фролиха близ Байкала (Попов, 1955). Находка шильника (вместе с полушником) на оз. Фролиха склонила М. Г. Попова (1955) к мысли, что оба растения в данном месте являются реликтами плиоценового времени. Допускать то же самое в отношении путоранской находки шильника мы не можем, поскольку плато подвергалось интенсивному оледенению, многочисленные следы которого сохраняются и в районе оз. Кета. В частности, близ озерка с шильником залегает донная морена, а само озерко представляет недавнее образование.

Более вероятно, что шильник появился на Путоране сравнительно недавно. Следует также предположить его занос не из Прибайкалья или с Алтая, а из значительно более близких районов, где шильник пока еще не найден (скорее всего, не замечается флористами, так как растение это весьма невзрачное).

Arabis turczaninowii Ledeb. Река Березовка, в составе остепненной растительности на южном склоне высокой гряды с выходом коренных пород. Несмотря на широкое распространение в этом районе остепненных сообществ и группировок, этот вид здесь чрезвычайно редок, что свидетельствует о близости северной границы его ареала в бассейне Колымы. То же самое можно сказать и о произрастающих в данном районе *Artemisia frigida* Willd., *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC., *Thalictrum foetidum* L.

Erysimum altaicum C. A. Mey. Близ оз. Кета, на южном, каменисто-щебнистом, редкотравном склоне низкой горы. 10 VII 1978 г. растения были уже в фазе созревания плодов, т. е. имели характерный для желтушников в этой фазе полуувядший облик. Ранее этот вид был известен лишь из южных районов Красноярского края, где распространены степи.

Draba pilosa DC. В горах Хараелах близ пос. Талнах, на задерненном участке каменистого склона с *Phlojodicarpus villosus* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb., *Carex rupestris* All., *Dryas punctata* Juz., *Dendranthema zawadskii* (Herb.) Tzvel., *Oxytropis adamsiana* (Trautv.) Jurtz. и др. Авторами «Флоры Путораны» указывался для восточной части плато.

Sedum middendorfianum Maxim. Близ пос. Черский, на крутом южном склоне к р. Колыме с *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvel., *Phlox sibirica* L., *Alsine tschuktschorum* (Regel) Steffen (*Arenaria tschuktschorum* Regel) и др. Крайнее северное местонахождение на Колыме.

Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht. На правом берегу р. Колымы против пос. Михалкино, на влажной луговине на днище западины. Крайнее западное местонахождение на Чукотке (ср. Кожевников, 1976).

Rubus humulifolius C. A. Mey. Близ оз. Кета в кустарничково-гипновом густом лиственничнике на шлейф-террасе низкой горы. Крайнее северное местонахождение на Путоране.

Potentilla norvegica L. Оз. Кета, валунный вязкий берег небольшого озерка с *Juncus nodulosus* Wahlenb., *Agrostis clavata* Trin. и др. Этот вид часто заносится человеком в осваиваемые им районы, но в данном случае занос исключен, так как вид встречен в месте, практически не посещаемом человеком, и не найден в местах, посещаемых им.

Cotoneaster niger var. *pauciflorus* Regel (*C. pauciflorus* (Regel) Karav. comb. illeg.). Скальные выходы коренных пород близ пос. Талнах у верхней границы леса, а также на больших скалах у подножия склона горы в лесном поясе (5 км к югу от пос. Талнах). Эта уникальная находка — дальнейшее свидетельство былых связей плато Путораны с южными и юго-восточными районами Сибири. Кизильник на Путоране безусловно является реликтом, по всей вероятности, времени климатического оптимума в голоцене. Он найден только в двух местах в состоянии цветения и плодоношения. Популяции включают по нескольку кустиков. В Гербарии БИН АН СССР не было растений этого вида из Красноярского края (имеется лишь *C. melanocarpus* Fisch. ex Blytt из более южных, чем Путорана, районов).

Vicia cracca L. var. *canescens* Maxim. Близ пос. Валек, на олуговелой опушке леса близ дороги и на р. Рыбной, на низком каменистом склоне к реке, с *Papaver angustifolium* Tolm., *Artemisia leucophylla* Turcz. ex Clarke (определил А. А. Коробков), *Erysimum cheiranthoides* L., *Thymus*



Рис. 1. Общий вид *Astragalus alpinus* ssp. *borealis* Ju. Kozhevn.

serpyllum L. s. l., *Taraxacum longicorne* Dahlst., *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin и др. По всей вероятности, этот вид не является на Путоране заносным, так как он довольно широко распространен в низовьях Енисея.

Trifolium pratense L. Близ пос. Валек, на олуговелом берегу озерка.

Trifolium repens L. Вместе с предыдущим видом. Оба вида — безусловно заносные и еще не успели распространиться в районе (найдены в одном месте в числе одного и двух экземпляров). Ранее с Путораны не были известны. К подобным же видам относятся *Plantago major* L. и *Matricaria discoidea* DC. (=*M. matricarioides* (Less.) Porter).

Astragalus alpinus L. ssp. *alpinus*. Найден на олуговелом галечнике речки близ оз. Кета, вместе с *Hieracium robustum* Fries, *Arabis alpina* L. и др. Таким образом, типовой подвид этого астрагала встречается на Путоране совместно с ssp. *arcticum* (Bunge) Hult. (=*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.).

Astragalus alpinus ssp. borealis Ju. Kozhevn. ssp. nov. (рис. 1). A subspecie typica dimensionibus magnis totius plantae (30—35 cm alt.), vexillo fere omnino intense caeruleo, racemo maturitate fructuum aliquanto porrigente et leguminibus (imprimis inferioribus) parce pilosis differt.

Typus: Putorana occidentalis, fl. Rybnaja, infer opp. Norilsk et pag. Talnach, margo inferior fruticetorum in declivitate ad ripam, 20 VIII 1977, Ju. Kozhevnikov, M. Andreeva (LE).

От типового подвида отличается крупными размерами всего растения (высота 30—35 см), флагом, почти целиком окрашенным в интенсивно синий цвет, несколько вытягивающейся при созревании плодов кистью и слабо опушенными (особенно нижними) бобами.

Тип: Западная Путорана, р. Рыбная, между г. Норильском и пос. Талнах, нижняя кромка кустарников на склоне к реке, 20 VIII 1977, Ю. Кожевников, М. Андреева.

Astragalus fruticosus Pall. На р. Индигирке найден близ устья р. Терехтях, и, по всей вероятности, севернее по этой реке не встречается. В указанном месте *A. fruticosus* в обилии растет на остепненных участках склона возвышенности с *Potentilla viscosa* Don ex Lehm., *Poa attenuata* ssp. *botryoides* (Trin.) Tzvel., *P. versicolor* ssp. *stepposa* (Kryl.) Tzvel., *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth, *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Draba cinerea* Adams и др. Весьма характерно, что в других пунктах (урочище Белая Гора, пос. Сутороха), где также имеется остепненная растительность, этот астрагал не найден. На р. Березовке он встречен всего в одном месте на протяженном и высоком южном склоне гряды со множеством вариантов остепненной растительности.

Astragalus inopinatus Boriss. ssp. *oreogenus* Jurtz. Урочище Белая Гора на Индигирке в 25 км ниже одноименного поселка, на скалах и среди остепненной растительности на крутых склонах с *Oxytropis deflexa* (Pall.) DC., *Bromopsis pumpelliana* ssp. *karavajevii* (Tzvel.) Tzvel., *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida* (G. Pritz.) Aichele et Schwegler, *Arabis hirsuta* (L.) Scop., *Poa versicolor* ssp. *stepposa* (Kryl.) Tzvel., *Allium strictum* Schrad. и др., с древовидными *Salix dasyclados* Wimm. и *S. xerophyla* Flod. по верхнему краю участков. Судя по Гербарию БИН АН СССР, данное местонахождение *A. inopinatus* ssp. *oreogenus* — наиболее северное вдоль Индигирки. Характерно, что еще 20—30 км севернее, где также обнаружена остепненная растительность, этот астрагал не встречен.

Astragalus tugarinowii Basil. ssp. kolymensis (Jurtz.) Ju. Kozhevn. stat. nov. (*A. kolymensis* Jurtz. 1968, Фл. Сунтар-Хаята, с. 182). Р. Березовка, сухой брусничный лиственничник на возвышенности.

Описан из низовьев Колымы: «fl. Kolyma ad 160 km, infra Srednekolymsk, Bansky Kamen, in declivitatibus muscosis, 19 VI 1875, Augustinowicz» (LE).

Тип *A. tugarinowii* Basil. из «Гольчихи Енисейской губернии» (В. Тугаринов, 23 VII 1916) отличается от *A. tugarinowii* ssp. *kolymensis* с Колымы (Т. Августинович, 19 VI 1875) только наличием густого опушения на стебле и листьях. Отличительные признаки чашечки (Юрцев, 1968; Юрцев, Жукова, 1968) неустойчивы. Данный пример показывает, что хотя одна раса является диплоидом, а другая тетраплоидом, их морфологические отличия недостаточны для различения в качестве видов.

Oxytropis tschuktschorum Jurtz. Гора Туорастах близ верховий р. Березовки, на лишайниковой тундре на горизонтальной поверхности каменной россыпи. По-видимому, это наиболее крайнее местонахождение вида, который западнее замещается *O. nigrescens* (Pall.) Fisch.

Euphorbia discolor Ledeb. Река Индигирка, устье р. Терехтях, на юго-восточном склоне к реке с разреженным лиственничником с мезоксероморфным напочвенным покровом, включающим *Potentilla arenosa* Juz., *Draba cinerea* Adams, *Artemisia dracunculus* L., *Calamagrostis purpurascens* R. Br. и др. В других местах Абыйской низменности с массивами остепненной растительности данный вид не найден.

Phlojodicarpus sibiricus (Steph.) K.-Pol. Близ пос. Черский, на южном склоне возвышенности, на которой находится пос. Зеленый мыс, в составе ксерофильной растительности. Эта самая северная точка распространения вида по Колыме.

Ledum palustre L. ssp. *decumbens* (Ait.) Hult. В высокогорьях эта раса распространена и на западе Путораны, а не только на востоке, как показано авторами «Флоры Путораны».

Arctous erythrocarpa Small. Близ пос. Талнах, в ерниковом лиственничнике на юго-западном шлейфе горы. Следовательно, этот вид, как и предыдущая раса *Ledum palustre*, не ограничен в своем распространении востоком плато.

Phlox sibirica L. Близ оз. Кета, на щебнистой осыпи под базальтовыми скалами в средней части склона горы, вместе с *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Thymus* cfr. *sibiricus* (Serg.) Klok. et Shost.,



Рис. 2. Общий вид *Pedicularis sudetica* ssp. *jacutica* Ju. Kozhevn.

Silene paucifolia Ledeb. (у авторов «Флоры Путораны» неправильно названа *S. pauciflora* Ledeb.), *Dendranthema zawadskii* (Herb.) Tzvel. и др.

Авторы «Флоры Путораны» нашли этот вид лишь на самом востоке плато.

Pedicularis sudetica Willd. ssp. jacutica Ju. Kozhevn. ssp. nov. (рис. 2). Planta perennis, tota laevis, ad 35 cm alt. Folia radicalia 13—18 cm lg., petiolis tenuibus, pinnatisecta, lobulis dentatis cartilagineis; folia caulina in numero 1—5. Inflorescentia densa, spicata, acutata, ad 7 cm lg., floribus solitariis in axillibus foliorum superiorum sitis. Bracteae inferiores angustatae, serratae; bracteae mediae et superiores late ovales in parte inferiore, margine undulatae. Calyx coriaceus, campanulatus, nervis distinctis, dentibus angustis, tubo duplo brevioribus. Corolla pallide purpurea, ca. 2 cm lg.

Typus: Jacutia, fl. Indigirka, 45 km infra pag. Belaja Gora, in Saliceto pratensi humido, 28 XI 1977, Ju. Kozhevnikov (LE).

Affinitas. A *P. sudetica* Willd. ssp. *sudetica* caulibus altioribus et inflorescentia acutata (non obtusa) differt.

Растение многолетнее, целиком голое, до 35 см выс. Прикорневые листья 13—18 см дл., на тонких черешках, перистые, с зубчатыми хрящеватыми долями; стеблевые листья в числе 1—5. Соцветие густое, колосовидное, заостренное, до 7 см дл., с одиночными цветками в пазухах верхних листьев. Нижние прицветники узкие, зубчатые; средние и верхние прицветники овально-расширенные в нижней части, с волнистым краем. Чашечка кожистая, узко- или ширококолокольчатая, с четкими жилками;

зубцы чашечки узкие, составляют половину или немного меньше ее длины. Венчик светло-пурпуровый, до 2 см дл.

Тип: Якутия, р. Индигирка, в 45 км ниже пос. Белая Гора, парковый, сырой, луговой ивняк на острове, ограниченном протокой, 28 VI 1977, Ю. Кожевников.

Родство. От *P. sudetica* Willd. ssp. *sudetica* отличается более высокими стеблями и заостренным (не тупым) соцветием.

Pedicularis villosa Ledeb. ex Spreng. Близ пос. Черский. Найден в весьма не свойственной этому виду обстановке — на крутом южном склоне к Колыме с *Carex obtusata* Liljebl., *C. pediformis* C. A. Mey., *Alsine tschuktschorum* (*Arenaria tschuktschorum* Regel), *Veronica incana* L., *Lychnis sibirica* L., *Pulsatilla nuttalliana* ssp. *multifida* и др. В более северо-восточных районах это растение обитает на речных галечниках. Ниже по Колыме не обнаружено.

Pedicularis karoi Freyn. Близ оз. Кета. Нередок на сырых наилках с осочниками. Ранее был указан только для юга Путораны.

Linaria acutiloba Fisch. ex Reichenb. Близ пос. Черский, на южном склоне высокой надпойменной террасы р. Пантелеихи с *Carex pediformis* C. A. Mey., *Lychnis sibirica* L., *Alsine tschuktschorum*, *Veronica incana* и др. По всей вероятности, наиболее северное местонахождение на Колыме.

Euphrasia subpolaris Juz. Близ оз. Кета, на каменистом лугу по надпойменной террасе речки, вместе с *Antennaria dioica* (L). Gaertn., *Parnassia palustris* L., *Tanacetum boreale* Fisch. ex DC., *Arnica iljinii* и др. Данное местонахождение находится много севернее, чем показано авторами «Флоры Путораны».

Galium davuricum. Turcz ex Ledeb. Встречен в одном месте — близ. пос. Черский, на надпойменной террасе Колымы, в разреженных травяных кустарниках. По-видимому, это — самое северное местонахождение данного вида на Колыме.

Erigeron borealis (Vierh.) Simm. Залуговелая опушка леса близ пос. Валек. Этот вид определен также В. П. Бочанцевым в сборах Р. Поле (1907 г.) из низовий Енисея. По-видимому, на запад Путораны *E. borealis* распространился из долины Енисея, представляющей мощный миграционный тракт (Куваев, 1976).

Erigeron politus Fries (*E. elongatus* Ledeb. non Moench)×*E. acris* L. Близ оз. Кета, у подножия облесенного склона к озеру. В данном случае гибридная форма существует на территории, где отсутствует один из родительских видов (*E. acris*).

Artemisia borealis Pall. Близ оз. Кета, каменисто-щебнистый участок под базальтовыми скалами в средней части склона горы. Авторами «Флоры Путораны» показан для востока плато.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman. В тундрово-гольцовом поясе гор близ пос. Талнах. По-видимому, это — крайнее западное местонахождение данного вида.

Senecio lenensis Schischk. У р. Березовки, на скалистом склоне с остепненной растительностью — *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvel., *Carex pediformis* C. A. Mey., *Thalictrum foetidum*, *Alsine tschuktschorum*, *Artemisia frigida* и др., а также на участках, заросших *Spiraea media* Franz Schmidt. Самое восточное местонахождение.

Hieracium fariniramum (Ganesch. et Zahn) Juxip. Близ оз. Кета, каменистый лужок на пойменной террасе. Ранее был известен из более южных районов Центральной Сибири.

В приведенном перечне не фигурируют виды, которые были найдены в местах, расположенных недалеко от местонахождений, показанных во «Флоре Путораны». Новые путоранские находки не противоречат выводам авторов «Флоры Путораны», а дополняют их. Еще более рельефно выступает связь Путораны с горами Южной Сибири, которую демонстрируют *Erysimum altaicum*, *Subularia aquatica* и др. Путоранские эндемики также имеют родственные связи с горами Южной Сибири (Н. С. Водопьянова во «Флоре Путораны»). Новые находки свидетельствуют о том, что кон-

центрации реликтов в какой-либо части плато не существует, т. е. реликты рассеяны по всему плато. Высказанное в связи с этим Водопьяновой сомнение «в правильности положения о сплошном покровном оледенении Севера Сибири» (с. 210) нельзя признать справедливым. О существовании на западе Путораны сплошного ледового покрова в период максимального оледенения свидетельствуют различные геоморфологические данные и интенсивно идущее изостатическое поднятие гор. Тем не менее на западе плато довольно много реликтов, причем связанных генетически с горами Южной Сибири. Следовательно, миграция этих видов на Путорану, а тем более их переход в реликтовое состояние, являются более поздними. Возможно также, что некоторые малочисленные виды с единичными местонахождениями вовсе не реликты, а свежие иммигранты.

Следует отметить также, что и в высокогорной фракции путоранских местных флор многие виды являются не арктическими, а арктоальпийскими, генетически более южными (яркий пример — *Claytonia joanneana* Roem. et Schult.), хотя и выходящими в Арктику. Поэтому вывод о значительном влиянии Арктики на высокогорную флору Путораны (Юрцев и др., 1971; Водопьянова во «Флоре Путораны», 1976; Юрцев, 1977) мы считаем неправильным. Более существенно влияние субарктических высокогорий на флору Арктики, а не наоборот, субарктические высокогорья флорогенетически связаны теснее с более южными высокогорьями, чем с Арктикой, хотя имеется ряд видов, которые проникают в субарктические высокогорья именно из Арктики.

Неправилен также вывод о «северо-восточной результирующей путоранской флоры», сделанный Б. А. Юрцевым и др. (1971), т. е. о преимуществе миграций на Путорану с северо-востока. На северо западе плато и по данным авторов «Флоры Путораны», и по нашим данн ым очевидный перевес имеют элементы флоры западной и юго-западной ориентации по отношению к плато.

После посещения Путораны мы пришли к выводу о правильности предположения, высказанного в рецензии на «Флору Путораны» (Кожевников, 1978), что наличие лесных видов в высокогорьях обусловлено не поднятием плато, а снижением верхней границы леса после гипситермала, которое продолжается до сих пор.

Новые находки несколько смягчают различие между восточной и западной частями Путораны, однако, оно остается значительным, вполне отвечающим рангу флористических округов, выделенных Ю. Н. Петроченко во «Флоре Путораны».

Флористические находки на Колыме приводят к следующим выводам.

Пос. Черский находится в подзоне северной тайги, которая простирается на север от Черского еще приблизительно на 60 км. В этой подзоне распространены степоиды с прогрессивно убывающим (от р. Березовки) по направлению к северу количеством дифференциальных видов. Далее к северу следует узкая полоса зоны лесотундры. В районе пос. Михалкино (близ устья Колымы) на левом низменном берегу реки расстилается кустарниковая тундра, а на правом, возвышенном — типичная кустарничково-моховая.

Хотя долина Колымы является «миграционным трактом» для относительно южных растений, в ее низовья проникают немногие бореальные виды. Правобережье Колымы севернее лесотундры является ботанико-географической западной границей Чукотки.

В заключение авторы выражают благодарность за возможность проведения полевых работ научному руководителю экспедиции Б. Н. Норину и ее начальнику Н. В. Ловелиусу.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н., Т. Ф. Галактионова, П. Г. Горовой, М. Н. Караваев, Т. Г. Леонова, С. Ю. Липшиц, В. М. Михалева, А. А. Пермякова, В. И. Перфильева, А. К. Скворцов, А. И. Толмачев, Р. В. Чугунова. (1974). Определитель высших растений Якутии. —

Кабанов Н. Е. (1977). Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. — Караваев М. Н., С. З. Скрябин. (1971). Растительный мир Якутии. — Кожевников Ю. П. (1976). Американский флористический элемент на Чукотке. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. Л. — Кожевников Ю. П. (1978). *Рец.*: Флора Путорана (отв. ред. Л. И. Малышев). Бот. ж., 63, 11. — Комаров В. Л. (1926). Введение в изучение растительности Якутии. — Комаров В. Л. (1936). Ольха — *Alnus* Gaertn. В кн.: Флора СССР, 5. — Комаров В. Л. (1951). Избр. соч., VII. — Куваев В. Б. (1972). Новинки для флоры юга гор. Путорана (I сообщение). Бот. ж., 57, 7. — Куваев В. Б. (1976). Пути продвижения растений по данным их современного распространения в горах Путорана и на нижнем Енисее. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 3. — Петров В. А. (1930). Флора Якутии, I. — Попов М. Г. (1955). Находка шильника (*Subularia*) в Прибайкалье. Бот. ж., 40, 1. — Флора Путорана (отв. ред. Л. И. Малышев). (1976). — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. ж., 63, 11. — Юрцев Б. А. (1977). О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор. В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. — Юрцев Б. А., О. Н. Мироненко, В. В. Петровский. (1971). О географических связях и происхождении флоры плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. ж., 56, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 V 1978.

УДК 582.29 : 58.006 (282.247.41+282.247.415)

Н. С. Голубкова, Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

N. S. GOLUBKOVA, N. V. MALYSHEVA. LICHENS OF THE VOLGA-KAMA STATE RESERVES

Охрана природы является одной из наиболее важных проблем современности. В связи с этим большое значение приобретает изучение фауны и флоры заповедных территорий, относительно не тронутых человеком районов, как возможных хранилищ генофондов Земли.

Целью настоящей работы явилась инвентаризация видов лишайников Волжско-Камского государственного заповедника, расположенного на территории Татарской АССР вблизи г. Казань. Волжско-Камский заповедник, который называют памятником живой природы Поволжья, расположен в области контакта южной тайги и лесостепи, здесь богато представлены разнообразные характерные лесные, луговые, болотные и водные сообщества с их типичной флорой и фауной. На территории заповедника ель и пихта находятся на южной границе своего распространения по европейской части СССР, а дуб — вблизи северной границы своего обитания. В заповеднике произрастают на всем протяжении от линии Москвы до Урала сосновые леса, а также смешанные леса из дуба и липы с участием ели. Уникальная природа заповедника всегда привлекала внимание исследователей. В разное время в заповеднике работали известные ботаники: С. И. Коржинский, П. Н. Крылов, Б. А. Келлер, Д. Е. Янишевский, И. И. Спрыгин, М. В. Марков, А. П. Ильинский, Е. Г. Бобров, Л. А. Куприянова и многие другие. Изучению природы заповедника посвящено свыше 200 научных работ. В заповеднике проведена довольно полная инвентаризация флоры цветковых растений и хорошо изучен растительный покров. Интенсивные работы также проводились по изучению состава грибов (Васильева, 1977) и флоры мохообразных (Васильева, 1933; Зенкова, 1951; Арискина, 1968), а также водорослей, обитающих в водоемах заповедника (Косинская, 1950). Однако флора лишайников

заповедника до сих пор оставалась неизученной. Лишь А. А. Еленкин во «Флоре лишайников Средней России» (1906, 1907, 1911) приводит для одного из участков заповедника — Раифы — 12 видов лишайников по сборам П. Н. Крылова 1883 г. Вместе с тем в связи с проблемой охраны природы изучение лишайников представляет большой интерес, ибо эти растения в силу своих особенностей очень чувствительны к антропогенному воздействию и служат хорошими биоиндикаторами загрязненности среды (Трасс, 1978).

Нами изучались материалы (1180 образцов), собранные на территории заповедника одним из авторов статьи (Н. В. Малышевой) в 1972, 1974 и в 1977 гг. Кроме того, в 1973, 1976 и 1977 гг. ею в дендрарии заповедника было собрано 536 образцов лишайников. Лишайники были собраны на территории двух участков заповедника — Раифском и Сараловском; первый расположен в 25 км на запад от Казани и интересен тем, что на небольшой территории (3864 га) совместно произрастают южнотаежные, смешанные и широколиственные леса, возраст которых нередко превышает 200—250 лет (Маринович, 1969); второй участок (3692 га) находится в 60 км южнее Казани, в устье р. Камы, на побережье Куйбышевского водохранилища. Здесь преобладают сосновые боры по дюнам, липовые, дубовые и березовые леса. В лесах Сараловского участка очень мало таежных видов и почти полностью отсутствуют редкие северные растения, которые встречаются в Раифе. Эти леса примыкают к лесостепи, и в них большое значение приобретают виды, свойственные осветленным лесостепным лесам (Порфирьев, 1969).

В результате был составлен систематический список лишайников, насчитывающий 119 видов, относящихся к 38 родам и 17 семействам.

Во флоре лишайников заповедника наиболее полно представлены следующие семейства: *Cladoniaceae* (2 рода и 25 видов), *Parmeliaceae* (3 рода и 20 видов), *Physciaceae* (5 родов, 17 видов), *Usneaceae* (3 рода, 9 видов), *Lecanoraceae* (1 род, 10 видов). По числу видов среди родов на первом месте стоит род *Cladonia* (19 видов), затем *Parmelia* (11), *Lecanora* (10), *Cladina* (6), *Cetraria* (6). Роды *Physcia*, *Physconia*, *Peltigera* содержат по 5 видов. Среди лишайников заповедника преобладают лишайники с листоватой (41 вид) и кустистой (41) формами роста; накипных лишайников — 36 видов. Наиболее многочисленна группа эпифитных лишайников — 83 вида, эпигейных лишайников — 31 вид, эпиксильных — 16 видов, однако многие из эпиксилов развиваются также на коре деревьев или на почве.

Как показал анализ современного распространения по земному шару лишайников, произрастающих на территории Волжско-Камского заповедника, в лихенофлоре заповедника преобладают бореальные виды (58), весьма значительно участие неморальных видов (29), а также видов мультизонального элемента (25). Большинство лишайников имеет мультирегиональные (61) и широко голарктические типы ареалов.

На территории Раифского участка встречено 92 вида лишайников, среди которых преобладают бореальные виды. Некоторые из них обнаружены в этой части заповедника и, по-видимому, имеют здесь южную границу своего ареала в равнинных условиях. К таким видам относятся *Bacidia chlorococca*, *Chaenotheca chrysocyphala*, *C. stemonea*, *Coniocybe furfuracea*, *Cetraria chlorophylla*, *C. glauca*, *C. ericetorum*. В кисличных и черничных сосняках с елью, где обитают некоторые редчайшие растения хвойных лесов Поволжья (Порфирьев, 1968), отмечены редкие виды лишайников, такие как *Chaenotheca stemonea*, *Coniocybe furfuracea*, характерные для старых, не тронутых человеческой деятельностью лесов. На южной границе своего ареала, в Раифе, по-видимому, находится, как предполагал еще К. С. Мережковский (1920), *Hypogymnia tubulosa*. которая крайне редко встречается в Татарии.

Флора лишайников Сараловского участка в основном сходна с флорой Раифского участка. В этой части заповедника также найдено 92 вида лишайников, из которых 68 — общие с Раифским участком, но для лихено-

флоры Сараловского участка прежде всего характерно уменьшение числа неморальных лишайников по сравнению с Раифой. Так, в лишайниковых борах Сараловского участка отсутствует, например, *Cetraria ericetorum*, *Cladonia coccifera* — виды, характерные для тундр, лесотундр и таежных лесов. Но в то же время здесь была собрана *Cladonia rangiformis* — лишайник, тяготеющий в своем распространении к степям, широколиственным лесам и лишь изредка встречающийся в сосновых лесах и очень редко заходящий в зону тайги (Окснер, 1968). Особый интерес в этой части заповедника представляют сосняки остепненные, где в травостое встречаются ковыль и другие растения. Здесь на сухих склонах, обращенных к Волге, был встречен на почве накипной лишайник *Diploschistes bryophilus*, также распространенный в основном в южных степных районах.

В Раифском дендрарии на 82 интродуцированных породах, происходящих из Северной Америки, Сибири, Дальнего Востока, Западной Европы, обнаружено 55 видов лишайников. Три редко встречающихся в Татарской АССР вида (*Arthrospora acclinis*, *Lecanora piniperda*, *Bryoria fuscescens*) были найдены в заповеднике только в дендрарии. На 31 североамериканской породе обнаружено 39 видов лишайников, на 22 азиатских — 42 вида, на 29 европейских — 31 вид эпифитных лишайников. Большинство обнаруженных нами в дендрарии лишайников широко распространено в Голарктике, встречаются как в Европе и Азии, так и в Северной Америке. Интересно отметить, что *Bacidia chlorococca* — европейский бореальный лишайник, не найден на североамериканских породах, а встречается лишь на европейских породах и на сосне сибирской. При сравнении лишайниковой флоры Раифского дендрария с лишайниками, обнаруженными на тех же породах деревьев в дендрарии Швеции и Румынии, выяснилось, что 19 видов лишайников было встречено на одних и тех же породах (в числе 20), несмотря на различные экологические, географические, климатические различия. Это: *Bacidia chlorococca*, *Buellia punctata*, *Cetraria pinastri*, *C. sepincola*, *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata*, *Evernia prunastri*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora chlarona*, *Lecidea glomerulosa*, *Lepraria aeruginosa*, *Parmelia sulcata*. *P. exasperatula*, *Parmeliopsis ambigua*, *Pseudevernia furfuracea*, *Physcia adscendens*, *Phaeophyscia ciliata*, *Ph. orbicularis*, *Xanthoria parietina* (Darrow, 1950; Culberson, 1955; Hale, 1955; Degelius, 1961; Galle, 1970; Jesberger, Sheard, 1973).

Систематический список лишайников Волжско-Камского государственного заповедника[1]

Сем. *Arthoniaceae*: *Arthonia dispersa* (Schrad.) Nyl. (С), *A. radiata* (Pers.) Ach. (Р, С).

Сем. *Pleosporaceae*: *Arthopyrenia grisea* (Schleich.) Koerb. (С), *A. rhyponta* (Ach.) Massal. (С), *Leptorhaphis epidermidis* (Ach.) Th. Fr. (Р, С).

Сем. *Caliciaceae*: *Chaenotheca chrysocephala* (Turn.) Th. Fr. (Р), *C. stemonea* (Ach.) Zw. (Р), *Coniocybe furfuracea* (L.) Ach. (Р).

Сем. *Thelotremataceae*: *Diploschistes bryophilus* (Ehrh.) Zahlbr. f. *bryophilus* (С), f. *iridiatus* Lett. (С).

Сем. *Graphidaceae*: *Graphis scripta* (L.) Ach. (Р, С).

Сем. *Peltigeraceae*: *Peltigera canina* (L.) Willd. (Р, С), *P. erumpens* (Th. Tayl). Vain. (Р), *P. malacea* (Ach.) Funck (Р, С), *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm. (Р, С), *P. rufescens* (Weis.) Humb. (Р, С).

Сем. *Lecideaceae*: *Arthrospora acclinis* (Fw.) Th. Fr. (Д), *Bacidia chlorococca* Lett. (Р, Д), *Biatora symmicta* (Ach.) Massal. (Р, С, Д), *Lecidea glomerulosa* (DC.) Steud. (Р, С), *Psora scalaris* (Ach.) Hook. (Р, С).

Сем. *Lecanoraceae*: *Lecanora allophana* (Ach.) Röhl. (Р, С, Д), *L. carpinea* (L.) Vain. (Р, С, Д), *L. chlarona* (Ach.) Nyl. (Р, С, Д), *L. chloropolia* (Erichs.) Almb. (Р), *L. pallida* (Schreb.) Rabenh. (С), *L. pinastri* (Schaer.)

---

[1] Р — Раифский участок заповедника, С — Сараловский, Д — дендрарий.

H. Magn. (Р, Д), *L. piniperda* (Boist.) Koerb. (Д), *L. sarcopis* (Wahlenb.) Röhl. (С), *L. subfuscata* H. Magn. (Р, С), *L. varia* (Ehrh.) Ach. (С, Д).

Сем. *Hypogymniaceae*: *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (Р, С, Д), *H. tubulosa* (Schaer.) Hav. (Р), *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf (Р, С, Д).

Сем. *Parmeliaceae*: *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl. (Р, С, Д), *P. hyperopta* (Ach.) Arnold (Р, С, Д), *Parmelia caperata* (L.) Ach. (Р, С), *P. exasperatula* Nyl. (Р, С, Д), *P. glabra* (Schaer.) Nyl. (С), *P. laetevirens* (Flot.) F. Rosend. (Р, С), *P. olivacea* (L.) Ach. em. Nyl. (Р, С, Д), *P. scortea* Ach. (Р, С), *P. septentrionalis* (Lynge) Ahti (С, Д), *P. subargentifera* Nyl. (С, Д), *P. subaurifera* Nyl. (Р, С, Д), *P. sulcata* Tayl. (Р, С, Д), *P. verruculifera* Nyl. (Р, С, Д), *Cetraria chlorophylla* (Willd.) Vain. (Р), *C. ericetorum* Opiz (Р), *C. glauca* (L.) Ach. (Р), *C. islandica* (L.) Ach. f. *islandica* (Р, С) и f. *maculata* (Vain.) Savicz (Р), *C. pinastri* (Scop.) S. Gray (Р, С, Д), *C. sepincola* (Ehrh.) Ach. (Р, С, Д), *Cetrelia cetrarioides* (Del. et Duby) C. Culb. et W. Culb. (Р).

Сем. *Usneaceae*: *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. (С, Д), *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw. (Р, С), *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (Р, С), *B. subcana* (Nyl. ex Stiz.) Brodo et D. Hawksw. (Р, С), *Evernia mesomorpha* Nyl. (Р, С, Д), *E. prunastri* (L.) Ach. (Р, С, Д), *Usnea comosa* (Ach.) Röhl. (Р, С, Д), *U. dasypoga* (Ach.) Röhl. em. Mot. (Р), *U. hirta* (L.) Web. em. Mot. (Р, С, Д).

Сем. *Cladoniaceae*: *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. f. *arbuscula* (Р, С, Д) и f. *setigera* Oxn. (Р, С), *C. mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb. f. *mitis* (С) и f. *setigera* (Sandst.) des Abb. (С), *C. portentosa* (Duf.) Zahlbr. (Р. Д.), *C. rangiferina* (L.) Harm. f. *rangiferina* (Р, С), f. *setigera* Oxn. (Р, С) и f. *stygia* Fr. (С), *C. stellaris* (Opiz) Brodo (С, Д), *Cladonia botrytes* (Hagen) Willd. (Р, С, Д), *C. cenotea* (Ach.) Schaer. (Р, С), *C. chlorophaea* (Flk.) Spreng. (Р, С, Д), *C. coccifera* (L.) Willd. (Р), *C. coniocraea* (Flk.) Spreng. (Р, С, Д), *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. crispata* (Ach.) Flot. f. *crispata* (Р) и f. *elegans* (Del.) Sandst. (Р, С), *C. fimbriata* (L.) Fr. (Р, С, Д), *C. furcata* (Huds.) Schrad. (Р, С), *C. gracilis* (L.) Willd. (Р, С, Д), *C. macilenta* Hoffm. (С), *C. pyxidata* (L.) Hoffm. (С), *C. rangiformis* Hoffm. (С), *C. rei* Schaer. (Р, С, Д), *C. subulata* (L.) Wigg. f. *subulata* (Р, С) и f. *radiata* (Schreb.) Thoms. (С), *C. turgida* (Ehrh.) Hoffm. (Р, С), *C. uncialis* (L.) Wigg. (Р, С), *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer. (Р, С).

Сем. *Pertusariaceae*: *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl. (Р, С), *P. discoidea* (Pers.) Malme (Р, С).

Сем. *Candelariaceae*: *C. vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg. (С, Д).

Сем. *Teloschistaceae*: *Caloplaca cerina* Th. Fr. (С), *C. pyracea* (Ach.) Th. Fr. (С, Д), *Xanthoria fallax* (Hepp) Arnold (Р, С), *X. parietina* (L.) Th. Fr. (Р, С, Д), *X. polycarpa* (Ehrh.) Rieber (Р).

Сем. *Physciaceae*: *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd (Р, С, Д), *B. punctata* (Hoffm). Massal. (С, Д), *Rinodina exigua* (Ach.) S. Gray (Р, С, Д), *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg (С, Д), *Ph. orbicularis* (Neck.) Moberg (С, Д), *Ph. nigricans* (Flk.) Moberg (С), *Physcia adscendens* (Fr.) Oliv. (Р, С, Д), *Ph. aipolia* (Humb.) Fürnrohr (Р, С, Д), *Ph. dubia* (Hoffm.) Lett. (Р), *Ph. stellaris* (L.) Nyl. (Р, С, Д), *Ph. tenella* (Scop.) DC. (С, Д), *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt (Р, С), *Ph. enteroxantha* (Nyl.) Poelt (Р, С), *Ph. grisea* (Lam.) Poelt (Р, С, Д), *Ph. pulverulacea* Moberg (Р, С, Д), *Ph. perisidiosa* (Erichs.) Moberg (Р), *Anaptychia ciliaria* (L.) Koerb. (Р, С, Д).

Сем. *Phlyctidaceae*: *Phlyctis agelaea* (Ach.) Flot. (Р, С, Д), *Ph. argena* (Ach.) Flot. (Р, С).

Класс *Lichenes imperfecti*: *Lepraria aeruginosa* Sm. (Р, Д).

ЛИТЕРАТУРА

А р и с к и н а Н. П. (1968). Мхи Раифского участка Волжско-Камского заповедника. Тр. Волж.-Кам. гос. заповед., I. Казань. — В а с и л ь е в а Л. Н. (1933). К флоре сфагновых мхов северо-запада Казанского края. Уч. зап. Казанск. унив., 93, 6. — В а с и л ь е в а Л. Н. (1977). Грибы макромицеты Раифского участка Волжско-Камского заповедника. Тр. Волж.-Кам. гос. заповед., III. Казань. — Е л е н-

кин А. А. (1906, 1907, 1911). Флора лишайников Средней России, 1—4. — Зенкова Е. Я. (1951). Печеночные мхи из окрестностей г. Казани. Тр. Томск. унив., 116. — Косинская Е. К. (1950). К флоре пресноводных водорослей окрестностей г. Казани. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, Споровые растения, 6. — Маринович А. П. (1969). Волжско-Камский государственный заповедник, его история, цели и задачи. В кн.: Волжско-Камский государственный заповедник. Казань. — Мережковский К. С. (1920). К познанию лишайников окрестностей Казани. Тр. Бот. музея Академии наук, 18. Пгр. — Окснер А. М. (1968). Флора лишайників України, 2, 1. — Порфирьев В. С. (1968). Растительность Раифы. Тр. Волж.-Кам. гос. заповед., I. Казань. — Порфирьев В. С. (1969). О растительном покрове Волжско-Камского заповедника. В кн.: Волжско-Камский государственный заповедник. Казань. — Трасс Х. Х. (1978). Успехи и проблемы лихеноиндикации загрязненности воздуха. В кн.: Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин. — Culberson W. L. (1955). The corticolous communities of lichens and bryophytes in the upland forest of northern Wisconsin. Ecol. Monogr., 25, 2. — Darrow R. A. (1950). The arboreal lichen flora of southeastern Arizona. Amer. Midl. Natur., 43, 2. — Degelius G. (1961). The lichen flora of the Botanic garden of Gothenburg (Sweden). Acta Horti Gotoburg., 24. — Galle L. (1970). Die Flechtenvegetation und Flechtenzönosen des Arboretums in Szarvas. Acta Biol. Szeged, 16, 3—4. — Hale M. E. (1955). Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of Southern Wisconsin. Ecology, 36, 1. — Jesberger J. A., J. W. Sheard. (1973). A quantitative study and multivariate analysis of corticolous lichen communities in the southern boreal forest of Saskatchewan. Canad. J. Bot., 51, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный университет.

Получено 14 VI 1978.

УДК 581.162.3 : 582.671.2

И. И. Шамров

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО АНТЭКОЛОГИИ *CERATOPHYLLUM*

I. I. SHAMROV. SOME DATA ON THE FLOWER ECOLOGY OF *CERATOPHYLLUM*

Проведены наблюдения за цветением двух видов роголистника. Опыление происходит под водой и представляет собой сложный процесс. Факт редкого плодоношения объясняется отсутствием оптимальных условий и сложным механизмом опыления. В экстремальных условиях *Ceratophyllum* размножается, сочетая вегетативный и половой способы размножения.

Монотипное семейство *Ceratophyllaceae* в системе А. Л. Тахтаджяна (1966) включено в порядок *Nymphaeales*. Являясь самым специализированным семейством в порядке, оно до сих пор остается все еще мало изученным, особенно в отношении экологии цветка, опыления и связанного с ним плодоношения. Следует отметить, что роголистниковые имеют большое практическое значение как важнейшие компоненты водных биоценозов, представляют интерес в качестве одного из биологических средств, препятствующего зарастанию водоемов, а также как индикаторы постгляциальных отложений и вторых припойменных террас, поэтому исследования, касающиеся в целом биологии развития этих растений, помогут объяснить в дальнейшем ряд особенностей цветения, развития семени, плода, проростка.

Роголистник полностью погружен под воду и такие процессы, как формирование цветков, опыление, оплодотворение, образование семян и прорастание, у него происходят под водой. В этой связи он представляет собой сложный объект для любого рода исследований.

В литературе цветение у *Ceratophyllum* отмечается как крайне редкое явление. Первые наблюдения за опылением у этого растения, проведенные около 100 лет тому назад рядом исследователей (Delpino, Ascherson, 1871;

Ludwig, 1881; Strasburger, 1902), показали, что это сложный процесс и происходит он под водой, однако механизм опыления почти не изучался.

Нами были проведены наблюдения за цветением двух видов роголистника: *C. demersum* (старица р. Уды, Харьковская обл.) и *C. pentacanthum* (один из прудов Павловского парка, Ленинградская обл.).

Поскольку крайне редкое цветение *Ceratophyllum* рядом авторов (Guppy, 1894; Arber, 1920; Muenscher, 1940; Meissner, 1954, и др.) объясняется отсутствием оптимальных условий, мы приведем характеристику конкретных мест обитания исследованных видов роголистника.

Глубина старицы р. Уды небольшая — 20—25 см, ширина — 1.5—2.0 м. Роголистник здесь растет и цветет в изобилии. Начало цветения отмечено в конце июня, массовое — в первой декаде июля. Температура воды в момент массового цветения 20—22° С. В старице, заросшей по краям частухой, сусаком и осокой, вместе с роголистником росли в изобилии ряска и элодея.

Цветущий *C. pentacanthum* отмечен на глубине 25—30 см в одном из прудов Павловского парка, ближе к берегу южной экспозиции. Первые цветущие растения обнаружены в начале июля, массовое цветение — в середине этого месяца. Температура воды в июле составляла около 20° С. Роголистник рос в изобилии.

Как у *C. demersum*, так и у *C. pentacanthum*, мы наблюдали образование цветков только в том случае, если растения закреплялись в илистом субстрате. Закрепление осуществляется с помощью нижних мутовок листьев.

Ceratophyllum относится к раздельнополым однодомным растениям с одиночными цветками. Однако наши наблюдения показали, что мужские цветки располагаются чаще по два в одном узле, женские — обычно одиночные, реже их два. Иногда в пазухе одной мутовки листьев находятся мужской и женский цветки. На стебле можно выделить два типа расположения цветков. Первый тип — женские цветки имеются только в верхней, мужские — в нижней части стебля. Второй тип — мужские и женские цветки чередуются, однако терминальную часть стебля занимают всегда женские. Число тычиночных и пестичных цветков в момент массового цветения примерно одинаково и составляет 8—10. Мужские цветки беловатые с красно-фиолетовыми шипиками в верхней части тычинок, женские либо беловатые (*C. pentacanthum*), либо ярко-красные (*C. demersum*), причем столбик окрашен интенсивнее. Чашелистики мужских и женских цветков в верхней части имеют также шипики красно-фиолетового цвета (см. рисунок).

Цветки на стебле появляются не одновременно. На одном растении мы отмечали очень часто как плоды, так и еще неопыленные женские цветки. Разновременность формирования и созревания относится и к мужской генеративной сфере. В цветке обычно около 15 тычинок. При тщательном наблюдении можно обнаружить, что если, например, в нижней части стебля цветки уже сформированы, то выше по стеблю они имеют еще только 6, 4, 2 и даже одну тычинку. В цветке образуются сначала наружные, затем центральные тычинки. Созревание пыльцы происходит разновременно не только в разных тычинках, но даже и в гнездах одного и того же пыльника, поэтому большого количества зрелой пыльцы, необходимой для опыления, сразу не образуется.

Процесс опыления идет под водой. К этому моменту сначала наружные тычинки, а по мере созревания и центральные отрываются от цветоложа цветка и всплывают либо на поверхность воды, либо прикрепляются шипиками к листьям. Всплывание тычинок осуществляется за счет ткани, расположенной в верхней части пыльника, содержащей воздух. Пыльники вскрываются, и пыльца, которая тяжелее воды, опускается на женские цветки. Достигая их, она попадает в желобок на нижней стороне столбика и прорастает. В дальнейшем, по-видимому, раздвигая ткани столбика, пыльцевая трубка проходит между интегументом семяпочки и стенкой завязи в направлении к микропиле. Следует отметить, что опы-





Ceratophyllum demersum.

1 — женский цветок; 2 — два мужских цветка, находящихся в одном узле.

ленные и неопыленные женские цветки отличаются положением столбиков по отношению к оси стебля. Перед опылением столбики, бывшие прямыми, изгибаются по направлению к оси стебля так, что при этом желобки ориентированы вверх и более открыты. После опыления столбики цветков постепенно выпрямляются и в зрелом плоде терминальный шип (остаток столбика) совершенно прямой.

Зрелых плодов, несмотря на возникновение большого числа цветков, образуется немного (1—3). Плоды располагаются либо в верхней части стебля, либо на границе контакта мужских и женских цветков, что, вероятно, связано с типом расположения цветков и в конечном счете с механизмом опыления. Об этом свидетельствует, по-видимому, обнаружение нами значительного числа дегенерирующих женских цветков на разных стадиях развития.

Анализ литературных данных и собственные наблюдения позволяют предположить, что плохая завязываемость семян может быть объяснена, возможно, следующими причинами:

1) разновременным созреванием женских и мужских цветков (у последних пыльца созревает не одновременно не только в разных тычинках, но даже и в гнездах одного и того же пыльника);

2) стерильностью некоторой части пыльцевых зерен;

3) сложным механизмом переноса пыльцы.

На основании вышеизложенного становится понятным, почему в литературе многими исследователями отмечен факт редкого плодоношения роголистника, который объясняется отсутствием оптимальных условий (температура воды, освещенность, растения должны быть закреплены в илистом субстрате и располагаться большими скоплениями) и сложным процессом опыления.

Необходимо отметить, что будучи растением-космополитом роголистник в природе размножается и вегетативно. При этом его стебель «дробится» на кусочки с 1—2 мутовками листьев, в пазухе которых находятся одна или несколько вегетативных почек. Такие части стеблей на следующий год дают новые растения.

В экстремальных условиях *Ceratophyllum* может размножаться, сочетая вегетативный и половой способы размножения. При сборе материала в Харьковской обл. (долина р. Северский Донец) на дне высохшего болота под коркой подсохших растений *Myriophyllum* и ила нами были обнаружены части стеблей *C. pentacanthum* с 1—2 плодами. Подобный факт был отмечен Д. Г. Виленским и Е. М. Лавренко (1926), И. Г. Зозом (1931) и Н. Н. Цвелевым (гербарные сборы 1966 г.) для другого вида роголистника — *C. tanaiticum.* Согласно данным этих авторов, водоемы, в которых растет *C. tanaiticum*, к осени часто пересыхают, поэтому для этого вида характерно обильное образование плодов, сопровождающееся «дроблением» стеблей на небольшие кусочки.

Литературные данные и фактический материал, полученный нами по биологии развития роголистника, позволяют предположить следующее. В тех местах произрастания, где отсутствуют оптимальные условия для цветения и плодоношения, роголистник размножается вегетативно, что способствует, по-видимому, лучшей приспосабливаемости к подводному образу жизни. В экстремальных условиях (в случае пересыхания водоемов) для выживания роголистника имеет значение как вегетативный, так и половой способы размножения.

Автор благодарит Т. Б. Батыгину и Н. Н. Цвелева за помощь при подготовке данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Виленский Д. Г., Е. М. Лавренко. (1926). Условия обитания в Харьковской губернии *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjeg. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников. М. — Зоз И. Г. (1931). О *Ceratophyllum tanaiticum* Sapjegin. Изв. Бот. сада АН СССР, 30, 3—4. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. Л. — Arber A. (1920). Water plants. Cambridge. — Delpino F., P. Ascherson. (1871). Einleitung der Pflanzen nach dem Mechanismus der dichogamischen Befrüchtung über die Badruchtungsvorgänge bei Wasserpflanzen. Bot. Zeit., 29. — Guppy H. B. (1894). Water plants and their ways. *Ceratophyllum demersum.* Sci.-Gossip., 1. — Ludwig F. (1881). Über die Bestaubungsverhaltnisse einiger Suswasserpflanzen und ihre Anpassungen an das Wasser und gewisse wasserbewohnende Insekten. Kosmos, 10. Stuttgart. — Meissner P. G. (1954). A note on *C. demersum* and *C. echinatum* in Wercerster Country. Mass. Rhodora, 56, 671. — Muenscher W. C. (1940). Fruits and seedlings of *Ceratophyllum.* Amer. J. Bot., 27, 4. — Strasburger E. (1902). Ein Beitrag zur Kenntniss von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. Wiss. Bot., 37, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 VI 1979.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 633.527.2 (474.5)

Б. П. Кизене

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ СООБЩЕСТВ КОСТРА ПРЯМОГО *BROMUS ERECTUS* В РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛИТОВСКОЙ ССР

B. P. KIZENE. A NEW HABITAT OF THE *BROMUS ERECTUS* COMMUNITIES IN THE VEGETATION OF THE LITHUANIAN S. S. R.

Приводятся результаты исследований прямокостровых сообществ, представленных ассоциацией Bromus erectus — Medicago falcata, расположенных в пойме нижнего течения р. Нямунас, в окрестностях дер. Шерейклаукис (Шилутский р-н). Выявлены особенности экотопа и видовой состав ассоциации. Данные луга представляют большой интерес в ботанико-географическом отношении как реликтовые сообщества, охраняемые законом.

Основной ареал костра прямого — *Bromus erectus* Huds. захватывает Атлантическую и Среднюю Европу, Средиземноморье. Северо-западная граница ареала пересекает Южную Скандинавию, Прибалтику до Ленинградской обл. (Цвелев, 1976).

В Литве остепненные прямокостровые (Brometa erecti) луга встречаются очень редко и сам костер прямой здесь редкое растение. Остепненные луга на Северо-Западе представляют реликтовые сообщества, оставшиеся от сухих и теплых послеледниковых периодов, когда степная растительность распространялась на север дальше, нежели в настоящее время (Ниценко, 1962). Геоботаническая характеристика прямокостровых сообществ представляет несомненный интерес.

Впервые данные сообщества обнаружила M. Natkevičaitė-Ivanauskienė (1957) в пойме нижнего течения р. Нявежис, в окрестностях дер. Бивиляй (Каунасский р-н) и описала под названием ассоциации Bromus erectus+Briza media+Trifolium pratense. Такие же сообщества указывает A. Bagdonaitė (1962) в пойме нижнего течения р. Нямунас (Неман), в окрестностях г. Пагегяй (Шилутский р-н, Западная Литва). Образцом материковых прямокостровников является одно местонахождение на южном склоне холма крутизной 10° в окрестностях дер. Бяржинай (Капсукский р-н). Здесь они представлены ассоциацией пушистоовсецово-прямокостровой (Bromus erectus+Helictotrichon pubescens; Кизене, Тучене, 1974).

Все имеющиеся сведения о местонахождениях сообществ костра прямого в Литовской ССР нанесены на картосхему (см. рисунок).

Ниже приводятся материалы геоботанических исследований о новом местонахождении данных сообществ.

Объект и методика исследований

Изучая растительность ландшафтного заказника «Рамбинас», мы в 1978 г. обнаружили желтолюцерново-прямокостровые (Bromus erectus — Medicago falcata) луга в пойме нижнего течения р. Нямунас, в окрестностях дер. Шерейклаукис (Шилутский р-н) на луговом массиве Битяежерис.

Описания растительных сообществ составлены по схеме, приведенной в «Кратком руководстве. . .» (1952). Для описания брали пробные пло-



Распространение сообществ Bromus erestus в Литве.

Черными кружками показано местонахождение сообществ Bromus erectus.

щадки в 100 м². Для оценки глазомерного определения обилия — покрытия видов в сообществах использовали шкалу Браун-Бланке. Для определения урожая и весовых соотношений между ботаническими группами видов брали пробные площадки размером в 0.5 м².

Краткая характеристика ассоциации желтолюцерново-прямокостровой (Bromus erectus—Medicago falcata)

Сообщества этой ассоциации расположены в средней экологической зоне высокого уровня поймы и занимают площадь около 2 га (описания №№ 1—6, см. таблицу). Почва пойменная, аллювиальная, дерново-карбонатная, супесчаная. Реакция почвы щелочная (pH — 7.2).

Травостой высокий (80—110 см), трехъярусный, проективное покрытие 60—80%. В сложении травостоя ведущее значение принадлежит костру прямому, произрастающему в виде плотных дерновинок, между которыми более или менее густой покров составляет люцерна желтая. Костер прямой и люцерна желтая являются характерными элементами остепненных лугов.

В геоботанических описаниях нами отмечено 49 видов растений, из них злаков — 10, осок — 2, бобовых — 6, разнотравья — 29, а также 2 вида мхов. По отдельным участкам варьирует от 22 до 34 видов.

В соответствии с особенностями видового состава сообществ выделено два варианта ассоциации: типичные и с трищетинником желтоватым (*Trisetum flavescens*).

Описываемые сообщества по флористическому составу в основном близки сообществам Mesobrometum или Mesobromion из Средней Европы (Rübel, 1930; Gehu, 1961).

Урожайность лугов при первом укосе — 25—26 ц/га. По ботаническому составу сено характеризуется следующими показателями (в % от общего веса): костер прямой составляет в среднем 47.7, райграс высокий — 4.4, ежа сборная — 6.4, вейник наземный — 3.4, овсец опушенный — 1.7, трищетинник желтоватый — 2.5, овсяница красная — 5.4, мятлик узколистный — 2.8, люцерна желтая — 10, другие бобовые — 2.7, разнотравье — 13.

Сводная таблица описаний пробных площадок желтолюцерново-прямокостровой (Bromus erectus — Medicago falcata) ассоциации

Видовой состав	Варианты ассоциации					
	типичные			с *Trisetum flavescens*		
	№ описания					
	1	2	3	4	5	6
Постоянные виды						
Bromus erectus	4	4	4	3	4	3
Medicago falcata	3	3	3	2	3	3
Arrhenatherum elatius	2	2	2	2	2	2
Calamagrostis epigeios	2	2	2	2	2	2
Dactylis glomerata	2	2	2	1	1	2
Festuca rubra	2	2	3	2	2	3
Poa angustifolia	1	2	2	1	2	2
Trifolium pratense	1	1	2	1	1	1
Achillea millefolium	2	2	2	2	1	2
Galium verum	2	2	2	2	2	2
Libanotis montana	2	2	2	2	2	2
Pimpinella saxifraga	1	1	2	2	1	1
Plantago media	1	1	1	2	2	1
Thalictrum minus	2	3	2	2	2	3
Виды высокого постоянства						
Briza media	—	1	2	1	1	1
Vicia cracca	1	—	1	1	1	1
Rumex thyrsiflorus	—	2	2	2	2	2
Виды среднего постоянства						
Helictotrichon pubescens	2	2	1	—	—	2
Trisetum flavescens	—	—	—	3	3	2
Campanula glomerata	—	1	1	—	1	1
Cerastium arvense	—	—	1	2	2	1
Equisetum arvense	—	1	—	1	2	1
Knautia arvensis	2	—	1	1	1	—
Taraxacum officinale	1	—	1	1	1	—
Lathyrus pratensis	—	—	1	1	1	—
Geranium pratense	—	—	1	1	1	—
Glechoma hederacea	—	—	—	1	1	1
Cerastium caespitosum	—	—	1	1	1	—
Leucanthemum vulgare	1	—	—	1	1	—
Lysimachia nummularia	—	—	—	1	1	2
Plantago lanceolata	—	—	—	1	1	1
Виды низкого постоянства						
Agropyron repens	1	—	—	1	—	—
Carex hirta	—	1	—	1	—	—
C. praecox	—	—	—	1	2	—
Anthyllis vulneraria	—	1	1	—	—	—
Trifolium montanum	—	1	1	—	—	
Arenaria serpyllifolia	—	—	—	1	—	1
Centaurea jacea	1	1	—	—	—	—
Heracleum sibiricum	—	—	1	—	—	1
Potentilla arenaria	—	—	—	1	—	2
Ranunculus polyanthemos	—	—	1	—	—	1
Tanacetum vulgare	—	—	—	1	1	—
Veronica chamaedrys	—	1	—	—	—	2
Allium oleraceum	+	—	—	—	—	—
Senecio jacobaea	—	—	—	—	—	1
Veronica agrestis	—	—	—	—	—	+
V. spicata	—	—	—	—	—	1
Brachythecium salebrosum	—	—	2	—	—	—
Mnium affine	—	—	1	—	—	—
Количество видов на пробной площадке	22	24	31	34	32	34

Прямокостровые (Brometa erecti) луга представляют большой интерес в ботанико-географическом отношении как реликтовые сообщества, охраняемые законом.

Культура костра прямого с люцерной желтой на маломощных дерново-карбонатных почвах склонов весьма перспективна для холмистых районов Литвы.

ЛИТЕРАТУРА

Кизене Б. П., А. И. Тучене. (1974). Геоботаническая характеристика лугов Павиштитско-Гражишкской холмистой гряды (I. Остепненные ксеромезофитные луга). Тр. АН ЛитССР, сер. В, 3 (67). — Краткое руководство для геоботанических исследований. (1952). — Ниценко А. А. (1962). Остепненные луга Северо-Запада СССР и их значение в сельском хозяйстве. В кн.: Природные условия и вопросы земледелия на Северо-Западе СССР. Л. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л. — Bagdonaitė A. (1962). Naujos Lietuvoje pievų kai kurių retesnių formacijų augimvietės. Lietuvos TSR Mokslų akademijos darbai, s. C, 3 (29). — Gehu J. M. (1961). Veget. Acta Geobot. Hung., 10. — Natkevičaitė-Ivanauskienė M. (1957). Nevėzio užliejamos pievos. Vilniaus Valst. universiteto Mokslo darbai. Biologija, 12. — Rübel E. (1930). Pflanzengesellschaften der Erde.

Институт ботаники АН ЛитССР,
Вильнюс.

Получено 22 III 1979.

УДК 582.738 (47)

Г. Е. Сафонов

НОВЫЙ ВИД АСТРАГАЛА ДЛЯ ФЛОРЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

G. E. SAFONOV. A NEW SPECIES OF *ASTRAGALUS* FOR THE FLORA OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

На территории Астраханских песков (низовье Волги) найден туранский вид *Astragalus lehmannianus* Bunge, ближайшее местонахождение которого находится в восточном Дагестане. Для флоры европейской части СССР данный вид не приводился. Автор уточняет путь миграции среднеазиатского вида на запад.

Туранский псаммофильный многолетник из сем. *Fabaceae* — астрагал Лемана *Astragalus lehmannianus* Bunge — описан из Приаралья. В массовом количестве вид встречается в Средней Азии (Каракумы, Кызылкумы), заходит в Прибалхашье и Дагестан. Растет на уплотненных песках, песчаных террасах рек, барханах (Гончаров, 1946). Для флоры европейской части СССР указанный вид астрагала до сих пор не приводился (Федченко и др., 1931; Станков, Талиев, 1957; Маевский, 1964, и др.).

Во время изучения флоры песков Нижней Волги мы совместно со старшим преподавателем кафедры ботаники Астраханского государственного педагогического института Е. Е. Яковлевым на протяжении многих лет (1968—1978 гг.) неоднократно находили *A. lehmannianus* в большом количестве на территории Астраханских (Приволжских) песков. Наиболее обширные заросли этого вида обнаружены по правобережью Волги в 1 км севернее пос. Рассвет Наримановского р-на Астраханской обл. Здесь сообщества *A. lehmannianus* лентовидно вытянуты вдоль Волги на значительном протяжении. Кроме того, в Гербарии кафедры ботаники Астраханского государственного педагогического института имеются гербарные образцы данного вида, собранные студентами близ пос. Верхнелебяжье, удаленного на расстояние около 30 км от мест наших сборов.

Многолетние наблюдения за развитием *A. lehmannianus* позволяют сделать вывод, что найденное растение давно поселилось на территории Астраханских песков, хорошо здесь прижилось, возобновляется естественным путем, увеличивая площадь распространения.

Ближайшее место произрастания *A. lehmannianus*, приведенное А. А. Гроссгеймом (1952), находится в восточной части Дагестана на песчаной горе Кумторкала близ г. Махачкала. Гербарные образцы, собранные нами в низовьях Волги, уточнялись в Гербарии кафедры ботаники Дагестанского государственного педагогического института,[1] где имеются сборы с мест, указанных цитируемым автором.

A. lehmannianus мы находили на заросших, уплотненных бугристых песках. Только некоторые экземпляры были обнаружены на оголенных полуразвеваемых местах. Основная масса растений этого вида приурочена к песчаным склонам и террасам, переходящим в пойму Волги. Наиболее часто заросли астрагала встречаются среди песчано-полынных ассоциаций с *Artemisia arenaria*.[2] Здесь же растут такие виды, как *Leymus racemosus*, *Syrenia siliculosa*, *Centaurea arenaria*, *C. adpressa*, *Calligonum aphyllum*, *Tragopogon ruthenicus* и др. Весной хорошо выражена синузия эфемеров из *Anisantha tectorum*, *Senecio noeanus*, *Alyssum desertorum*, *Nonea caspica*, *Secale sylvestre* и некоторых других.

По данным Гроссгейма (1952), *A. lehmannianus* относится к числу туранских элементов флоры. Проникновение его на территорию Ниж-

---

[1] Автор благодарит Ш. А. Гусейнова за помощь, оказанную при определении собранного материала.

[2] Латинские названия растений приводятся по «Флоре средней полосы европейской части СССР» Маевского (1964).

ней Волги шло, видимо, следующим образом. В период понижения уровня древнего Каспия в низовьях Волги уже установился аридный климат. Ксерофильные туранские виды, не встречая на пути миграции существенных преград, активно проникали в пустынные районы Юго-Востока европейской части СССР. Господствующие восточные ветры способствовали переносу семян многих растений, а природные факторы благоприятствовали закреплению мигрантов на новых местах.

Бобы *A. lehmannianus* заключены в округлую, бумажистую, заполненную воздухом чашечку более 1 см в диаметре. Они свободно переносятся ветром на далекие расстояния. По всей вероятности, таким способом *A. lehmannianus* проник в низовья Волги. Кроме того, наша находка позволяет отчетливо проследить путь миграции среднеазиатского вида на запад: Приаралье—Нижняя Волга—Терско-Кумские пески—пески Кумторкала — все это отдельные этапы пути миграции *A. lehmannianus.*

ЛИТЕРАТУРА

Гончаров Н. Ф. (1946). *Astragalus lehmannianus* Bge. В кн.: Флора СССР, 12. — Гроссгейм А. А. (1952). Флора Кавказа. Изд. 2-е, 5. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е. — Станков С. С., В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. Изд. 2-е. — Федченко Б. А., Н. А. Базилевская, А. Г. Борисова. (1931). *Astragalus* L. В кн.: Флора Юго-Востока европейской части СССР, 5.

Астраханский государственный педагогический институт.

Получено 25 VI 1979.

УДК 582. 738 (47)

Н. С. Раков, Ю. А. Пчелкин

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

N. S. RAKOV, Y. A. PCHELKIN. FLORISTIC FINDINGS IN ULIANOVSK DISTRICT

Приводятся 25 видов растений, новых или редких для флоры Ульяновской обл., найденных за последние 5 лет; 7 видов из них являются адвентивными.

Изучение растительного покрова Ульяновской обл., проводимое в связи с подготовкой конспекта флоры, позволило выявить ряд видов растений, не отмеченных ранее для указанной территории (Маевский, 1964). Ниже мы приводим эти виды растений и распространение их по территории Ульяновской обл.

Anemone altaica Fisch. ex C. A. Mey. Найдена нами в большом количестве в дубово-липовом лесу с *Carex pilosa* L. на дне и по склонам балки севернее с. Ундоры Ульяновского р-на. В период цветения (вторая половина апреля) является доминантом среди ранневесенних растений травяного покрова.

Botrychium lunaria (L.) Sw. Собран к юго-западу от с. Белый Ключ Сурского р-на на степном склоне юго-западной экспозиции. Растения были сильно угнетены и размеры их не превышали 5 см. Это, видимо, вызвано необычностью условий. Совсем другими выглядели особи, собранные к юго-востоку от с. Кирзять Сурского р-на (молодой сосновый лес) и в окрестностях с. Чаглы Инзенского р-на. Они были хорошо развиты и спороносили.

Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr. Встречается еще реже и обнаружен пока только в двух местах: окрестности оз. Поганое к се-

веро-востоку от с. Пичеуры Николаевского р-на и в окрестностях Белого озера этого же района. Оба экземпляра произрастали на торфянистых почвах по окраинам озер и имели угнетенный вид.

Carex arnellii Christ. Этот вид во флоре Ульяновской обл. считается очень редким (Маевский, 1964). Последние десятилетия сведений об этом виде не было и он считался исчезнувшим. Однако в 1971 г. осока Арнелля была собрана в небольшом количестве в пойменной дубраве р. Суры к востоку от раб. пос. Сурское, а позднее (1976, 1978 гг.) была отмечена и в Заволжской части области: северо-западнее с. Старая Бесовка Новомалыклинского р-на на старых вырубках и полянах пойменной дубравы. По таким же местам встречена она и южнее с. Волостниковка Старомайнского р-на.

Carex bohemica Schreb. Встречается небольшими популяциями по берегам озер-стариц к северо-западу от с. Старая Бесовка Новомалыклинского р-на и в таких же условиях собрана северо-восточнее раб. пос. Старая Майна. По нашим наблюдениям, во влажные и холодные вегетационные сезоны (1976 и 1978 гг.) эта осока развивается слабее и в большинстве случаев только вегетирует.

Carex flava L. Собрана к востоку от раб. пос. Чердаклы по берегу озера. Пока это единственное местонахождение указанного вида в Ульяновской обл.

Corydalis marschalliana Pers. Найдена (коллектор Сытин) на площади 1 га во вторичном снытевом осиннике с серой легкосуглинистой почвой к юго-востоку от с. Русский Юрткуль Старомайнского р-на.

Dichostylis micheliana (L.) Nees и *Mariscus hamulosus* (Bieb.) Hooper. Встречаются преимущественно вместе по илисто-песчаным косам р. Суры южнее раб. пос. Сурское и близ с. Барышская Слобода Сурского р-на. Спорадически, порою обильно.

Drosera anglica Huds. и *D. obovata* Mert. et Koch. Найдены на сплавине оз. Кряж близ с. Эстонское Барышского р-на (коллекторы Благовещенский и Чернякова) и на оз. Чекалинском близ с. Красная Балтия Кузоватовского р-на. Встречаются спорадически, но реже, чем *Drosera rotundifolia* L.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze. Найдена единично на сплавинах оз. Клюквенного к югу от с. Волостниковка Старомайнского р-на, оз. Чекалинского близ с. Красная Балтия Кузоватовского р-на, оз. Покшерка и болоте Моховом к юго-западу от с. Еремкино Теренгульского р-на.

Leersia oryzoides (L.) Sw. Не указывалась для флоры Ульяновской обл. уже несколько десятков лет и только в 1972 г. была обнаружена небольшой популяцией на правом берегу р. Избалык к северо-востоку от с. Шаховское Павловского р-на.

Ligularia silirica (L.) Cass. Обнаружена на пойменном лугу р. Бездны с торфянистой почвой в ассоциации Filipendula ulmaria+Phragmites australis к северо-западу от с. Большой Кувай Сурского р-на.

Lythrum thymifolia L. Собран в западинке с солонцеватой почвой среди обильно росших *Limnosella aquatica* L., *Peplis alternifolia* Bieb., *P. portula* L. к северо-востоку от с. Старая Бесовка Новомалыклинского р-на.

Nardus stricta L. Для Ульяновской обл. не указан у П. Ф. Маевского (1964), но неоднократно отмечался работниками кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического института, например: к югу от с. Уржумское Ульяновского р-на по надпойменной террасе р. Сельдь, к юго-западу от с. Дубенки Инзенского р-на по борам и боровым пескам. Следует указать и на то, что этот вид пока не обнаружен в восточной, заволжской части области, хотя благоприятных местообитаний там вполне достаточно.

Peplis alternifolia Bieb. Встречен небольшой популяцией на дне высохшего озерца с глинистой солонцеватой почвой среди популяции обильно развитого *Peplis portula* L. в пойме р. Большой Черемшан севернее с. Лебяжье Мелекесского р-на.

Potamogeton nodosus Poir. Обнаружен в 1977 г. к северу от с. Старая Бесовка Новомалыклинского р-на по рекам Малый и Большой Черемшан, в которых образует небольшие, но порою чистые популяции. Следует отметить, что вода в указанных реках очень чистая, прозрачная и быстрая. Ранее (Матвеев, 1964) рдест узловатый отмечался в большом количестве для Куйбышевской обл. в пойменных озерах и русле р. Самары.

За последнее время флора области значительно пополнилась новыми адвентивными, преимущественно «железнодорожными» растениями, в понимании С. В. Голицина (1947).

Ambrosia artemisiifolia L. Один отцветающий экземпляр найден 28 IX 1974 на тупиковой ветке ж.-д. станции раб. пос. Чердаклы, где производится разгрузка вагонов.

Abutilon theophrasti Medik. Несколько отцветающих и плодоносящих растений найдены 30 X 1974 на пункте первичной обработки шерсти в г. Барыше и 26 VIII 1976 на ж.-д. станции раб. пос. Чердаклы. Некоторые экземпляры канатника достигали 75 см высоты и имели свыше десятка коробочек.

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Была найдена впервые в июне 1971 г. в поле близ с. Кирзять Сурского р-на. В сентябре—октябре 1973 г. несколько отцветших экземпляров были собраны на ж.-д. полотне ст. Верхняя Терраса г. Ульяновска и ж.-д. станции раб. пос. Чердаклы. Здесь этот вид хорошо акклиматизировался и отмечался нами вплоть до текущего года ежегодно. В августе 1975 г. большая популяция циклахена в цветущем состоянии наблюдалась у складских помещений ж.-д. станций г. Барыш и раб. пос. Кузоватово, а в сентябре 1978 г. — по таким же местам в г. Инзе.

Dipsacus sativus (L.) Scholl. Был найден впервые в августе 1974 г. на территории комбината технических сукон г. Димитровграда (соцветия-головки используют для ворсования сукна). Растения имели толстые слабоветвистые стебли 55—60 см высотой и были увенчаны головками размером в 5—6 см. В некоторых из головок можно было найти плоды, а всюду около взрослых растений находилось много однолетних розеток.

Hordeum jubatum L. Впервые найден в августе 1973 г. на откосе ж.-д. полотна и на одной из улиц г. Димитровграда. В последующие годы (1974, 1977 и 1978) ячмень гривастый широко распространился среди рудеральных группировок этого города. В конце июля 1977 г. это растение уже было найдено среди рудеральной растительности ж.-д. ст. Верхняя Терраса г. Ульяновска (на 100 км западнее г. Димитровграда). Ячмень гривастый легко распространяется с помощью ветра.

Kochia sieversiana (Pall.) C. A. Mey. Ранее указывалась нами (Раков, 1969) для г. Ульяновска и раб. пос. Чердаклы. В настоящее время эта кохия встречается как ценозообразователь рудеральных сообществ практически на всех ж.-д. станциях Ульяновской обл. Растения достигают 150 см высоты, хорошо цветут и плодоносят.

Xanthium spinosum L. Указывался А. П. Шенниковым (1924) на лугах р. Сызрань у с. Головино. В настоящее время этот дурнишник найден гораздо севернее, куда он, видимо, проник с грузами шерсти. Два отцветших экземпляра были найдены в конце августа 1975 и 1976 гг. в г. Барыш.

Собранные нами экземпляры указанных растений хранятся в Гербарии кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического института.

ЛИТЕРАТУРА

Голицын С. В. (1947). О «железнодорожных» растениях. Сов. бот., XV, 5. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е. Л. — Матвеев В. И. (1964). Водные растения Куйбышевской области. — Раков Н. С. (1969). О некоторых более редких и новых для флоры Ульяновского Заволжья видах растений. Бот. ж., 54, 12. — Шенников А. П. (1924). Луга Симбирской губернии.

Ульяновский государственный
педагогический институт.

Получено 27 XI 1978.

УДК 582.29 : 005 (47+57)

М. П. Андреев

LEPROCAULON ALBICANS — НОВЫЙ ВИД ЛИШАЙНИКА ДЛЯ СССР

M. P. ANDREEV. *LEPROCAULON ALBICANS* — A NEW SPECIES OF LICHEN FOR THE U. S. S. R.

Обсуждается находка на Западной Чукотке нового для СССР вида лишайника из рода *Leprocaulon*, ранее известного только в Северной и Южной Америке. Ареал рода охватывает горные районы Европы, Восточной Азии, Южной Африки, Северной и Южной Америки, Австралии.

Лишайники рода *Leprocaulon* Nyl. долгое время относили к роду *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. в качестве подрода *Leprocaulon* (Nyl.) Duvign., секции *Chondrocaulon* Th. Fr. или подрода *Chondrocaulon* (Th. Fr.) Jatta. В настоящее время они вновь объединяются в самостоятельный род, относимый к *Lichenes imperfecti* (Lamb, Ward, 1974).

Род *Leprocaulon* насчитывает 8 видов. Очаг видового разнообразия рода находится в южном полушарии в южноамериканских Андах близ экватора, где найдены 6 видов из восьми (рис. 1). Из этих шести видов один — *L. tenellum* (Tuck.) Nyl. — является южноамериканским эндемиком. Четыре вида — *L. albicans* (Th. Fr., em. Lamb) Nyl., *L. subalbicans* (Lamb) Lamb et Ward, *L. congestum* (Nyl.) Lamb et Ward, *L. gracilescens* (Nyl.) Lamb et Ward — по горным цепям проникли в Мексику, западные районы США и Канады, *L. albicans* достиг южной Аляски, а *L. subalbicans* — южной Аляски и южной Гренландии. *L. congestum* и *L. gracilescens* найдены, кроме того, в Южной Африке. В приатлантических районах Америки (США, штат Теннесси; Куба; Венесуэла; Колумбия) встречается еще один вид — *L. arbuscula* (Nyl.) Nyl., основная часть ареала которого приходится на Восточную Азию (включая Гималаи), о. Маврикий и Восточную Австралию. Здесь же в Восточной Азии, а также на о. Цейлон и на островах Самоа встречается морфологически не отличимый от него вид *L. pseudoarbuscula* (Asah.) Lamb et Ward, который, видимо, является лишь химической расой вида *L. arbuscula*. Один вид — *L. microscopicum* (Vill.) Gams — распространен в Европе, Северной Африке, США (западные районы) и в Австралии.

L. microscopicum растет непосредственно на скалах и камнях, восточноазиатские виды *L. arbuscula* и *L. pseudoarbuscula* — на древесине и коре деревьев, а все остальные — на растительных остатках, мхах и почве, покрывающих камни.

Все виды рода встречаются преимущественно в высокогорьях. В Андах они найдены на высотах порядка 4000 м над ур. м., на других участках ареала — 500—3000 м над ур. м. В северных районах лишайники предпочитают меньшие высоты, опускаясь иногда почти до уровня моря (Гренландия).

Можно предположить, что *Leprocaulon* является древним родом, возникшим на стыке южноамериканской и южноафриканской частей материка Гондвана, после распада которого виды распространялись в северном направлении: в Америке — по горной системе Кордильер (таким образом они достигли Гренландии и Северо-Восточной Сибири), в восточном полушарии — из Южной Африки или Австралии в Восточную Азию и Европу. Очаг видового разнообразия рода находится ныне в аргентинских, чилийских и перуанских Андах, а центр распространения, видимо, был в горах, располагавшихся на месте северной Аргентины и Южной Африки еще в период существования единого материка.

Для Советского Союза ранее приводился только один вид рода *Leprocaulon* — *L. microscopicum*, который был отмечен на Карпатах и Кав-

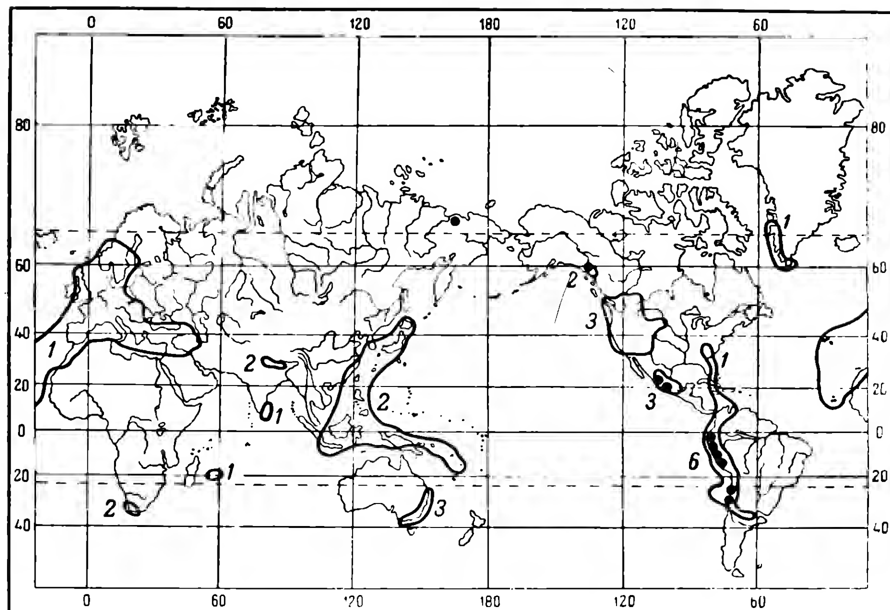


Рис. 1. Ареал рода *Leprocaulon* Nyl. и вида *Leprocaulon albicans* (Th. Fr., em. Lamb) Nyl.

Цифры означают число видов *Leprocaulon* в разных частях ареала; *черными кружками* показано распространение вида *L. albicans*.

казе (Бархалов, 1969). Найденный нами на Западной Чукотке *L. albicans* является новым видом не только для СССР, но и для всего азиатского континента, так как японские образцы *L. albicans* (Lamb, Ward, 1974) следует отнести к виду *L. pseudoarbuscula*.

L. albicans ранее был найден в горах Аргентины, Перу, Эквадора, Мексики на высотах 3400—4450 м над ур. м. и Аляски — 600—1125 м над ур. м. Разрыв между мексиканской и аляскинской частями ареала удачно заполняется видом *L. gracilescens*, который, морфологически не отличаясь от *L. albicans*, видимо, является лишь химической расой этого вида. *L. gracilescens* содержит атранорин, рангиформовую и неизвестную жирную кислоты, а *L. albicans*, кроме того, еще псоромовую, конпсоромовую, протоцетраровую, скваматовую и биомициновую кислоты (Lamb, Ward, 1974). *L. gracilescens* встречается в Аргентине, Перу, Эквадоре, Венесуэле, Мексике, США (Аризона, Нью-Мексико, Колорадо, Южная Дакота), в Южной Африке примерно на тех же высотах, что и *L. albicans*.

Приводим краткое описание наших образцов.

Leprocaulon albicans (Th. Fr., em. Lamb) Nyl., Nuov. Arch. Mus. Hist. Nat., ser. 3, 2, 1890 : 248. — *Stereocaulon albicans* Th. Fr., Stereoc. et Pilophor. Comment., 1857 : 36.

Первичное слоевище не сохраняется. Псевдоподеции низкие, около 1 см выс., скученные, образуют поверх мхов и растительных остатков на камнях и скалах обширные, плотные, местами прерывающиеся дернинки. Псевдоподеции прямые или перепутанные, вальковатые, тонкие и стройные, 0.2—0.3 мм толщ., слабо ветвящиеся, цвета мела или слегка голубоватые, тонко паутинисто-войлочные, местами голые, к основанию темнеющие и отмирающие (рис. 2). Филлокладиальные гранулы хорошо развиты, почти шаровидные, мелкие, 0.10—0.25 мм в диам., цвета мела или голубовато-сероватые, матовые, как бы припудренные, но не соредиозные, рассеянные и скученные, иногда сливающиеся.

По данным Lamb и Ward (1974), *L. albicans* включает три морфологически неразличимые химические расы, которые различаются с помощью макрохимических реакций. Наши образцы показывали следующие реак-



Рис. 2. *Leprocaulon albicans* (Th. Fr., em. Lamb) Nyl.

ции: К+ интенсивно желтеет, Р + интенсивно желтеет со слабым оранжевым оттенком. Такие реакции характерны для лишайников одной из рас, содержащих атранорин, псоромовую, конпсоромовую, рангиформовую и неизвестную жирную кислоты.

На территории СССР вид обнаружен в одном пункте: Магаданская обл., Западная Чукотка, северная часть Анюйского нагорья, вершина горы Раздельной (1400 м), влажная темная ниша под гранитной глыбой размером 3×2 м, заросшая мхами и лишайниками (*Parmelia omphalodes*), на отмерших лишайниках и мхах, 2 VII 1977, Андреев.

Вероятно, можно ожидать новые находки этого вида на Аляске, а также на Камчатке и в других районах Приохотья, так как горные системы этих территорий могли быть удобными путями для миграции вида.

ЛИТЕРАТУРА

Б а р х а л о в Ш. О. (1969). Листоватые и кустистые лишайники Азербайджана. Баку. — L a m b M., A. W a r d. (1974). A preliminary conspectus of the species attributed to the imperfect lichen genus *Leprocaulon* Nyl. J. Hattori Bot. Lab., 38.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 IV 1979.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 581.9

Г. Г. Герасименко, В. С. Ипатов

АНАЛИЗ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОБИЛИЯ ВИДОВ КАК МЕТОД КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

G. G. GERASIMENKO, V. S. IPATOV. ANALYSIS OF THE DISTRIBUTION OF THE SPECIES ABUNDANCE AS A METHOD OF VEGETATION CLASSIFICATION

Предлагается метод классификации растительности, основанный на выявлении статистически значимых деформаций в распределении обилия видов. Алгоритм метода рассматривается на примере 580 описаний, выполненных в травяном ярусе дубравы на площадках размером 0.25 м^2. Приводятся характеристики полученных таксономических групп.

Для выделения классификационных единиц растительности любого таксономического ранга предложено большое число методов. Эти методы, как правило, используют качественные (наличие или отсутствие) или количественные (обилие) данные о видовом составе сообществ. Неоднократно отмечалось (Василевич, 1971; Bouxin, 1975, и др.), что методы, имеющие дело с количественными значениями признаков, более эффективны. Методы могут содержать в своей основе оценивание и сравнение описаний (Q-анализ) либо оценивание признаков (R-анализ). Предложенный в данной работе метод классификации — метод анализа распределений проективного покрытия видов — основан на количественных характеристиках обилия видов в описании и анализе распределения частот признаков в исследуемой совокупности описаний.

Прежде чем приступить к изложению собственно алгоритма метода, необходимо обосновать его теоретически. Для этой цели воспользуемся некоторыми понятиями и положениями теории распределений.

Исходный массив описаний (580 описаний пробных площадок дубравы размером 0.25 м^2) будем рассматривать как совокупность элементов, каждому из которых соответствует определенное числовое значение некоторой переменной — варианты (проективное покрытие вида, измеренное в баллах; балл равен 11% покрытия). Область значений варианты разбивается на интервалы (в нашем случае величина интервала — один балл). Количества элементов, которым соответствуют значения варианты, попадающие в заданные интервалы, называются частотами. Распределение частот по интервалам называется частотным распределением (Кендалл, Стьюарт, 1966). Частотное распределение можно изобразить графически: по оси x откладываются значения вариант, по оси y — значения частот в интервалах (рис. 1).

Распределение означает, что, несмотря на непрерывное, беспорядочное изменение значений варианты, относительное число элементов с определенным значением варианты весьма устойчиво (Сачков, 1971). Вследствие этого распределение обладает некоторыми свойствами регулярности, которые можно представить в математической форме и охарактеризовать определенными количественными показателями, а затем установить некоторые положения о функции распределения данного признака.

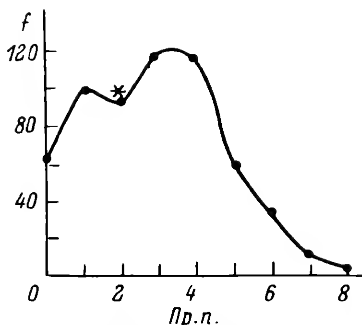


Рис. 1. Кривая распределения проективного покрытия *Aegopodium podagraria*.

По оси абсцисс — *Пр. п.* — проективное покрытие, *по оси ординат* — частота, *f*; *звездочка* — статистически значимая деформация.

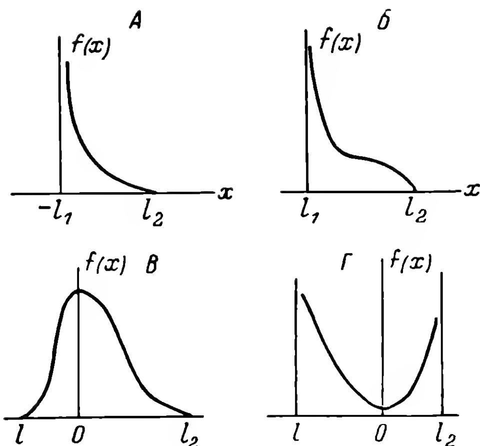


Рис. 2. Кривые распределения типа I.

А — $-1 < q_1 < 0$; $q_2 > 1$; *Б* — $-1 < q_1 < 0$, $0 < q_2 < 1$; *В* — $q_1 > 1$, $q_2 > 1$; *Г* — $-1 < q_1 < 0$, $-1 < q_2 < 0$.

Частотные распределения, приводимые в различных исследованиях, чрезвычайно разнообразны. Наиболее подходящее для нас описание распределений было сделано К. Пирсоном. Оно основано на отыскании семейства кривых, при помощи которых можно представить встречающиеся на практике распределения. Отмечая достоинства пирсоновских распределений, Кендалл и Стьюарт (1966) указывают на их хорошее соответствие результатам наблюдений и возможность достаточно точного приближения эмпирических распределений к теоретическим. Более того, заметим, что все распределения обилия видов, с которыми нам пришлось иметь дело на практике, относятся к кривым Пирсона типа I (всего 7 типов: см. Митропольский, 1971), что подтверждается также и некоторыми литературными данными (Леме, 1976).

Для того чтобы выяснить, к какому типу относится конкретное распределение, достаточно вычислить с помощью центральных моментов значение критерия $\varkappa$; схема его определения подробно изложена А. К. Митропольским (1971). Критерий $\varkappa$ кривых типа I отрицателен. Уравнение имеет вид

$$f_i = f_0\left(1 + \frac{x}{l_1}\right)^{q_1}\left(1 - \frac{x}{l_2}\right)^{q_2}, \qquad (1)$$

где $l = l_1 + l_2$ — размах распределения; f_i — частота признака при определенном значении обилия x; q_1, q_2 — постоянные, значения которых всегда больше -1.

При разработке и использовании данного метода классификации нами было проанализировано около ста распределений, чаще других им соответствовали теоретические распределения, приведенные на рис. 2.

Предлагаемый метод основывается на предположении о том, что если исследуемая выборка качественно однородна по какому-либо признаку, то распределение частот значений этого признака подчиняется определенному вероятностному закону. В нашем случае эти распределения аппроксимируются кривыми Пирсона типа I. Если же исходная выборка качественно неоднородна, т. е. в ней представлены объекты нескольких генеральных совокупностей, то в ходе эмпирической кривой могут быть выявлены некоторые несоответствия теоретической. Эти несоответствия могут выразиться в наличии нескольких мод ступенчатости у эмпирической кривой — разного рода деформаций. Однородные выборки выявляются при разбиении исходной совокупности объектов на группы по

значениям признаков, соответствующим деформациям. Таким образом, основная задача сводится к установлению статистически значимых деформаций — критических значений проективных покрытий видов, по которым затем устанавливаются таксономические группы описаний.

Рассмотрим далее алгоритм метода, анализируя подробно некоторые его этапы. В качестве примера используем распределение проективного покрытия *Aegopodium podagraria* в массиве описаний дубравы (рис. 1). Основные этапы работы метода сводятся к следующим.

1. Для каждого вида строится эмпирическое распределение проективного покрытия.

2. Эмпирические распределения частот аппроксимируются теоретическими кривыми распределения, относящимися к «семейству распределений Пирсона». Распределению *Aegopodium podagraria* соответствует теоретическое распределение, относящееся к типу I (рис. 2, *B*), его уравнение имеет вид

$$f_i = 62\left(1 + \frac{x}{3.65}\right)^{1.52}\left(1 - \frac{x}{6,71}\right)^{2.79}. \quad (2)$$

3. В случае неоднородности материала наблюдается несоответствие эмпирического и теоретического распределений. Всякое отклонение от хода теоретической кривой в эмпирическом распределении назовем деформацией, т. е. под деформацией будем понимать всякое нарушение закономерности изменения функции (Ипатов, 1968). Число и место деформаций выявляется методом «отношения частот» (Ипатов, 1969).

ТАБЛИЦА 1

Анализ распределения проективного покрытия *Aegopodium podagraria* методом отношений

Проективное покрытие (баллы)	f_i	$f_i : f_{i+1}$	H_0	χ^2	D
0	62				
		0.64	—	—	—
1	98				
		1.08	—	—	—
2	91				
		0.79	1.08	4.86	*
3	115				
		1.05	1.08	0.07	—
4	110				
		1.90	—	—	—
5	58				
		2.00	—	—	—
6	29				
		2.64	—	—	—
7	11				
		1.83	—	—	—
8	6				

Примечание. f_i — частота i-того значения признака, H_0 — нулевая гипотеза, χ^2 — критерий хи-квадрат, D — деформация, звездочка означает наличие статистически значимой деформации.

Суть метода «отношения частот» сводится к анализу закономерности изменения отношений частот (каждой предыдущей к каждой последующей) эмпирической и теоретической кривых распределения. Он основан на предположении о том, что если исходная совокупность качественно однородна по исследуемому признаку, то закономерность изменения отношений частот эмпирической и теоретической кривых одна и та же, в противном случае имеют место деформации.

Ряд отношений частот для *Aegopodium podagraria* приведен в табл. 1. Далее можно поступить следующим образом. Пользуясь уравнением (2), рассчитать теоретические частоты и их отношения, т. е. найти значения функции $f_i : f_{i+1}$, затем сравнить эмпирический и теоретический ряды отношения частот. Однако это весьма трудоемкий путь, и мы поступили иначе.

Для того чтобы можно было применить метод «отношения частот», необходимо и достаточно знать следующие особенности изменения функции отношения теоретических частот: 1) возрастает она или убывает; 2) имеет ли экстремальные точки (максимум или минимум). Для их выявления необходимо использовать некоторые свойства первой производной. Известно, что если функция возрастает, знак первой производной этой функции «плюс»; если функция убывает, то производная имеет отрицательное значение. В экстремальной точке значение первой производной равно нулю. Для функции отношения частот имеем следующее выражение первой производной

$$F'(f_i : f_{i+1}) = \frac{q_1}{l_1^2\left(1 + \frac{x}{l_1}\right)\left(1 + \frac{x+1}{l_1}\right)} + \frac{q_2}{l_2^2\left(1 - \frac{x}{l_2}\right)\left(1 - \frac{x+1}{l_2}\right)}. \quad (3)$$

Чтобы узнать, существуют ли у данной функции экстремальные точки, определяем, при каких значениях аргумента значение первой производной равно нулю. Приравниваем выражение (3) к нулю и находим корни уравнения

$$x_{1,\,2}=\frac{q_1\,(2l_2-1)-q_2\,(2l_1+1)\pm\sqrt{(q_1+q_2)^2-4q_1q_2l^2}}{2\,(q_1+q_2)}.$$

Необходимо учесть лишь действительные корни, находящиеся в пределах от 0 до 9 (область изменения обилия вида). Для *Aegopodium podagraria* действительных корней нет, значит достаточно определить знак первой производной в какой-либо точке из области изменения проективного покрытия этого вида. Знак производной — «плюс», следовательно, ряд отношений частот эмпирического распределения должен возрастать. В районе значений проективного покрытия 2—3 балла (в эмпирическом распределении; см. табл. 1) наблюдается несоответствие — деформация.

4. Достоверность деформации определяется с помощью критерия хи-квадрат (Ипатов, 1969).

Допустим, обнаружено, что $(f_{i-1}:f_i)>(f_i:f_{i+1})$, тогда как ряд отношений частот теоретического распределения возрастает. Выдвигаем нулевую гипотезу о равенстве отношений $(f_{i-1}:f_i)=(f_i:f_{i+1})$. Если с помощью критерия χ^2 мы покажем, что между этими отношениями не может быть равенства, что нулевая гипотеза не подтверждается, то остается принять неравенство статистически значимым, т. е. деформация оказывается достоверной. Критерий χ^2 рассчитывается по формуле

$$\chi^2=\frac{(f_i-rf_{i+1})}{r\,(f_i+f_{i+1})},$$

где $r=f_{i-1}:f_i$. Нулевая гипотеза отбрасывается, если полученное нами значение χ^2 больше табличного (при 95% доверительном уровне и одной степени свободы $\chi^2_{\text{табл}}=3.48$). Деформация, обнаруженная у *Aegopodium podagraria*, статистически значимая, так как $\chi^2=4.86$ — значение χ^2 превышает табличное.

5. Область на кривой распределения обилия вида, в которой обнаружена статистически значимая деформация, считается граничной и по ней проводится разбиение всей совокупности описаний на две группы. В нашем примере, как мы уже выяснили, деформация находится в области значений покрытия 2—3 балла. К одной группе относим описания с покрытием *Aegopodium podagraria* от нуля до двух баллов, к другой — в три балла и выше.

6. При выделении таксономических единиц учитывались все виды, для которых обнаружены статистически значимые деформации. Окончательно выделенные группы описаний содержат виды только с проективным покрытием бо́льшим или меньшим значения, соответствующего деформации.

Ранее мы уже упоминали, что исходный массив описаний, используемый в качестве модели, на которой иллюстрируется работа метода, содержит 580 описаний пробных площадок размером 0.25 м². Описания сделаны в дубраве (Калининградская обл., Озерский р-н). Кроме *Quercus robur*, в древесном ярусе единично присутствуют *Tilia cordata* и *Fraxinus excelsior*. Участок характеризуется разнообразным травяным покровом (табл. 2). Заметен плавный постепенный переход между зонами с преобладанием *Carex pilosa* и *Aegopodium podagraria* и выраженный довольно резко переход в зону с господством *Mercurialis perennis*. На каждой пробной площадке отмечали присутствие и обилие (проективное покрытие) видов травяного яруса. Таким образом, мы имеем дело с одноярусными растительными группировками и будем рассматривать наш участок как совокупность некоторого числа синузий.

Описанный выше алгоритм классификации позволяет рассматривать лишь виды, имеющие достаточный размах значений проективного покрытия. Необходимо иметь более трех-четырех классов частот обилия

ТАБЛИЦА 2

Характеристика видов травяного яруса дубравы

Вид	Максимальное проективное покрытие (баллы)	Среднее проективное покрытие (баллы)	Встречаемость, %	Вид	Максимальное проективное покрытие (баллы)	Среднее проективное покрытие (баллы)	Встречаемость, %
Carex pilosa	7.0	1.7	73.3	*Convallaria majalis*	2.0	0.1	9.1
Stellaria holostea	3.0	0.3	37.6	*Polygonatum odoratum*	4.0	0.2	12.2
Pulmonaria obscura	3.0	0.5	50.7	*Viola canina*	4.0	0.2	21.2
Orobus vernus	4.0	0.7	52.9	*Asarum europaeum*	5.0	0.1	5.5
Galeobdolon luteum	5.0	0.3	45.5	*Anemone nemorosa*	1.0	0.0	7.4
Milium effusum	3.0	0.2	16.9	*Ranunculus cassubicus*	3.0	0.3	24.5
Calamagrostis arundinacea	4.0	0.1	4.3	*Vicia sepium*	4.0	0.1	8.5
Melica nutans	2.0	0.0	2.2	*Glechoma hederacea*	2.0	0.1	14.8
Aegopodium podagraria	8.0	2.8	89.3	*Mercurialis perennis*	8.0	0.5	15.4
Oxalis acetosella	4.0	0.1	8.5	*Platanthera bifolia*	1.0	0.0	0.7
Hepatica nobilis	2.0	0.2	32.8	*Campanula trachelium*	2.0	0.0	1.2
Thalictrum aquilegifolium	2.0	0.0	1.9	*Poa sylvicola*	2.0	0.0	1.4

вида, для того чтобы стало возможным статистически анализировать распределение обилия этого вида. Из встреченных на нашем участке видов анализу подверглись следующие: *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Mercurialis perennis*, *Orobus vernus* и *Ranunculus cassubicus* (рис. 1, 3). Для трех видов (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa* и *Mercurialis perennis*) обнаружены статистически значимые деформации, причем у *Carex pilosa* их две.

Прежде чем приступить к рассмотрению полученных групп описаний, представляет интерес попытаться биологически обосновать появление деформаций. В зонах равномерного распределения экологического или ценотического фактора вероятность осуществления элементарного события (появления вида с определенным обилием) различна. Наличие деформации свидетельствует о том, что достаточно часто данный вид встречается с низкими и высокими значениями проективного покрытия, «средняя область» отмечается реже, т. е. вероятность появления вида со средними значениями проективного покрытия меньше. Возможно, такое распределение определяется неравномерным действием какого-либо экологического или ценотического фактора, существенного для данного вида, наличием переломного значения в действии фактора. Учет таких явлений — наиболее важный момент в распределении описаний по группам. В связи с этим становится понятным стремление многих исследователей использовать для классификации лишь виды со средней встречаемостью, отбрасывая редкие и часто встречающиеся виды. Однако, по нашему мнению, часто встречающийся вид может не рассматриваться лишь в том случае, если он является «абсолютным» доминантом, т. е. имеет значительное обилие во всех описаниях массива.

Итак, с помощью четырех статистически значимых деформаций было выделено семь групп описаний, таксономический ранг которых неодинаков. Унион — основную таксономическую единицу синузий — мы определяем, согласно Б. Н. Норину (1979), по доминирующему виду, оказывающему наибольшее влияние на остальные компоненты. Подчиненная единица — социон — выделяется внутри униона по содоминирующему виду или же по степени сомкнутости доминанта-эдификатора в монодоминантных синузиях с учетом всего флористического состава синузий (Норин, 1979). Так как *Carex pilosa* имеет две значимые деформации, то выделено две группы описаний, в которых этот вид доминирует (табл. 3;

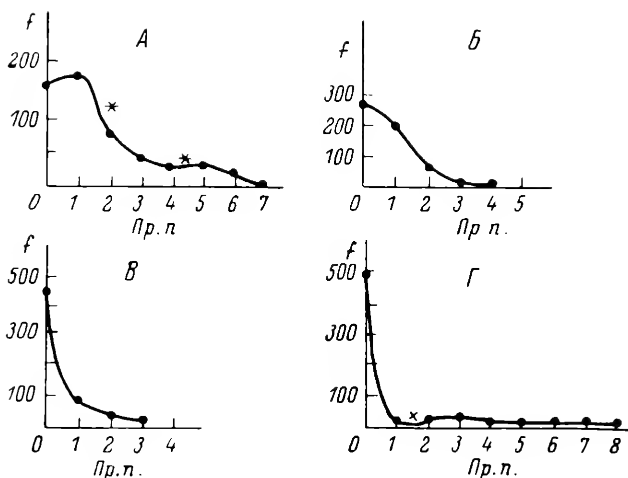


Рис. 3. Кривые распределения проективного покрытия.

А — *Carex pilosa*, *Б* — *Orobus vernus*, *В* — *Ranunculus cassubicus*, *Г* — *Mercurialis perennis*. Обозначения, как на рис. 1.

гр. 3, 4). Эти единицы мы рассматриваем как соционы, различающиеся по обилию *Carex pilosa*, и объединяем их в один унион. Аналогичным образом соционы с разной степенью доминирования *Aegopodium podagraria* (гр. 1, 2) представляют собой один унион (отметим, что гр. 2 содержит описания с видами, имеющими значения проективного покрытия меньше значений, соответствующих деформациям). Таксономический ранг трех оставшихся групп описаний (гр. 5, 6, 7) — унион. Флористический состав всех выделенных групп различается очень незначительно. Однако, судя по количественной представленности видов, можно говорить о приуроченности некоторых из них к определенным синузиальным единицам. Для униона Aegopodium podagraria характерны виды *Ranunculus cassubicus*, *Vicia sepium*, *Milium effusum*, *Oxalis acetosella*; для униона Mercurialis perennis — *Asarum europaeum*. *Stellaria holostea* и *Polygonatum odoratum* встречаются довольно часто в описаниях обоих унионов. К описаниям униона Carex pilosa более всего приурочены *Convallaria majalis* и *Hepatica nobilis*.

Заканчивая обсуждение выделенных групп, обратим внимание на их взаимное расположение в пространстве первых двух факторов (рис. 4). Факторный анализ был выполнен для «центров» групп — средних значений проективного покрытия всех видов описаний, относящихся к одной группе.[1] На противоположных концах оси первого фактора оказались группы описаний с доминированием *Carex pilosa* и *Aegopodium podagraria*. Группа описаний, в которых преобладают оба эти вида, имеет нагрузку, близкую к нулю. Таксономические единицы с доминированием *Aegopodium podagraria* и *Mercurialis perennis* максимально различаются нагрузками на второй фактор. Амплитуда варьирования нагрузок на первые два фактора выделенных групп описаний примерно одинакова. Имеет место своеобразный «двумерный континуум» таксономических единиц.

Нетрудно заметить, что рассмотренный метод имеет морфолого-физиономическую доминантную основу, о чем свидетельствует и собственно алгоритм метода, и таксономический анализ выделенных групп. Преимущество метода анализа распределений обилия видов в том, что он однозначно решает вопрос о значении обилия вида, выше которого данный вид считается доминантом. Очень часто, используя доминантный подход,

[1] Факторный анализ проведен одновременно для групп, выделенных несколькими классификационными методами (Герасименко, 1977), однако здесь мы рассматриваем ординацию групп метода анализа распределений обилия.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика синузиальных единиц травяного яруса дубравы

Вид	Aegopodium podagraria		Carex pilosa		Aegopodium podagraria + Carex pilosa	Mercurialis perennis	Aegopodium podagraria + Mercurialis perennis
	1	2	3	4	5	6	7
Число описаний	223	37	103	71	72	38	36
Carex pilosa	0.8/61.9	0.5/70.3	3.0/100.0	5.5/100.0	2.3/100.0	0.2/18.4	0.2/25.0
Stellaria holostea	0.8/48.9	0.2/29.7	0.2/24.3	0.1/13.9	0.3/35.2	0.4/55.3	0.3/41.7
Pulmonaria obscura	0.5/55.6	0.7/59.5	0.5/45.6	0.3/36.1	0.5/49.3	0.3/34.2	0.6/69.4
Orobus vernus	0.6/49.8	1.1/75.7	0.9/61.2	0.6/52.4	0.7/52.1	0.4/42.1	0.6/38.9
Galeobdolon luteum	0.3/46.2	0.3/40.5	0.5/49.5	0.3/43.1	0.3/45.1	0.3/39.5	0.2/38.9
Milium effusum	0.2/18.4	0.4/32.4	0.1/14.6	0.1/15.3	0.1/14.1	0.1/7.9	0.1/13.9
Aegopodium podagraria	4.5/100.0	1.8/97.3	1.0/75.7	0.6/52.8	3.5/100.0	1.6/94.7	3.6/100.0
Oxalis acetosella	0.1/14.4	0.1/16.2	+/4.9	+/4.2	+/1.4	—	+/5.6
Hepatica nobilis	0.2/28.3	0.1/18.9	0.3/38.8	0.3/41.7	0.3/36.6	0.2/31.6	0.2/27.8
Convallaria majalis	+/1.8	—	0.2/17.5	0.4/43.1	—	—	—
Polygonatum odoratum	0.2/15.7	0.3/21.6	0.1/8.7	0.1/2.8	0.2/12.7	0.3/13.2	0.1/8.3
Viola canina	0.2/25.6	0.4/35.1	0.3/21.4	0.1/13.9	0.1/12.7	0.3/29.0	0.1/8.3
Asarum europaeum	+/4.9	+/5.4	+/3.9	+/5.6	+/2.8	0.2/21.1	+/5.6
Anemone nemorosa	0.1/8.5	+/5.4	0.1/9.7	0.1/6.9	+/4.2	+/7.9	+/2.8
Ranunculus cassubicus	0.6/35.4	0.8/46.0	0.1/12.6	—	0.1/16.9	0.2/15.8	0.5/41.7
Vicia sepium	0.2/14.8	0.3/18.9	+/1.9	—	0.1/4.2	0.1/5.3	0.1/5.6
Glechoma hederacea	0.1/12.1	0.1/5.4	0.2/23.3	0.1/18.1	0.1/15.5	0.1/18.4	0.1/8.3
Mercurialis perennis	+/3.6	0.1/10.8	+/2.9	—	—	4.3/100.0	3.1/100.0

Примечание. Для каждого вида в числителе — среднее значение проективного покрытия, в баллах (+ — меньше 0.1 балла), в знаменателе — константность вида, в %. Приведены виды, имеющие встречаемость более 5%. Цифрами 1—7 в головке таблицы обозначены выделенные синузиальные единицы (в тексте — гр.).

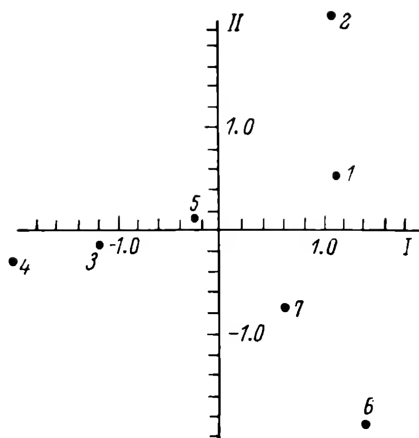


Рис. 4. Ординация синузиальных единиц дубравы в пространстве первых двух факторов (*I* и *II*).

Цифры соответствуют номерам групп, приведенным в табл. 3.

исследователь субъективно определяет пороговое значение обилия. Важно не забывать и то, что метод ориентирован на виды, в распределении обилия которых имеются области с высоким и низким обилием, разделенные пограничной зоной — зоной низких частот. Можно предположить наличие видов, распределение обилия которых не имеет деформаций, хотя достаточно высоки частоты низких и высоких значений обилия. В этом случае доминантный метод будет использовать данный вид как диагностический признак, метод анализа распределения обилия исключит его из рассмотрения т. е. последний метод использует бо́льшую информацию, биологический смысл которой интересно выяснить.

Предложенный метод в случае необходимости может быть скомбинирован, например, с методами, имеющими экологическую основу. Метод может работать только при наличии достаточно большого массива описаний и по своей трудоемкости, по-видимому, уступает методам, требующим расчета корреляционных матриц (в случае, если не применяются ЭВМ с программным управлением).

Необходимо отметить, что алгоритм метода содержит некоторые условности, преодолеть которые довольно трудно. Как известно, деформированное распределение получается в результате частичного перекрывания однородных распределений. Проводя разбиение по значению признака, соответствующего деформации, мы присваиваем каждой совокупности некоторые элементы соседней. Задача разделения смесей — одна из наиболее сложных в статистике, и имеющиеся подходы к ее решению малопригодны в данном случае. По-разному можно решить вопрос о том, следует ли учитывать нулевые значения обилия вида; могут быть приведены и в том, и в другом случаях аргументы «за и против». Эти и другие возможные замечания свидетельствуют о том, что предложенный метод не является детально и окончательно разработанным, необходимы дальнейшие теоретические и практические исследования в плане его усовершенствования.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1971). К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — Герасименко Г. Г. (1977). Сравнительный анализ некоторых методов выделения низших таксономических единиц растительности. Бот. ж., 62, 3. — Ипатов В. С. (1968). Дифференциация древостоя. I. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21, 4. — Ипатов В. С. (1969). Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3. — Кендалл М., А. Стьюарт. (1966). Теория распределений. М. — Леме Ж. (1976). Основы биогеографии. М. — Митропольский А. К. (1971). Техника статистических вычислений. М. — Норин Б. Н. (1979). Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л. — Сачков Ю. В. (1971). Введение в вероятностный мир. М. — Bouxin G. (1975). Ordination of quantitative and qualitative data in a savanna vegetation (Rwanda, Central Africa). Vegetatio, 30, 3.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 7 V 1979.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.7 (470.23)

В. И. Симачев

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОХРАНЫ РЕДКИХ РЕЛИКТОВЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ НА ПРИМЕРЕ *PULSATILLA VERNALIS*, *VISCARIA ALPINA*, *OXYTROPIS SORDIDA*

V. I. SIMACHEV. BIOLOGICAL FOUNDATIONS OF PROTECTION OF RARE RELICT SPECIES OF THE HIGHER PLANTS OF LENINGRAD DISTRICT WITH SPECIAL REFERENCE TO *PULSATILLA VERNALIS, VISCARIA ALPINA, OXYTROPIS SORDIDA*

Было предпринято изучение жизненного цикла, семенной продуктивности, возрастной структуры популяций и эколого-фитоценотической приуроченности *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill., *Viscaria alpina* (L.) G. Don f., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. — редких реликтов Ленинградской обл. Указанный подход позволяет с достаточной достоверностью судить о степени угрозы исчезновения и мерах по охране этих и других редких реликтовых растений.

В последнее время очень большое внимание уделяется проблемам охраны растительного мира как одного из важнейших компонентов биосферы. Из трех выделенных Б. П. Колесниковым и др. (1974) основных направлений природоохранительной деятельности одно из них — охрана отдельных видов, организмов и природных биогеоценозов — имеет для Ленинградской обл. особое значение. Северо-Запад Русской равнины, в пределах которого лежит Ленинградская обл., полностью покрывался льдами валдайского оледенения. Лишь по мере освобождения территории от ледникового покрова формировались флора и растительность нашей области. Сложная поздне- и послеледниковая история их развития нашла свое отражение в многочисленных реликтах, оставшихся здесь от волн миграций различных географо-генетических элементов и их комплексов и имевших разные пути и время проникновения (Миняев, 1951, 1957, 1960, 1962, 1964, 1965а, 1965а, б, в, 1969а, б). По образному выражению Б. М. Козо-Полянского (1931), реликтовые виды той или иной флоры являются ее «живыми ископаемыми», наглядно свидетельствующими об отдельных этапах и всей истории становления флоры и растительности изучаемого региона. Кроме того, в большинстве случаев реликты оказываются в современной флоре совсем в иных условиях существования, что с общебиологической точки зрения представляет интерес для познания пределов толерантности этих видов. Так, например, в Ленинградской обл., относящейся к таежной зоне, в лесных формациях произрастают типичные арктические виды — *Astragalus subpolaris* Boriss. et Schischk. и *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. Представителей горного среднеевропейского элемента — *Hierochloë australis* (Schrad.) Roem. et Schult., *Schoenus ferrugineus* L., *Ajuga pyramidalis* L. — можно встретить у нас не только на скалах, но и на суходольных лугах и низинных болотах. Таким образом, несомненны научная и культурно-просветительная ценности существования реликтовых видов в нашей области, в особенности наиболее редких из них, т. е. встречающихся в очень ограниченном числе местообитаний. Следует еще

добавить, что многие реликтовые виды, помимо научного, могут иметь то или иное народнохозяйственное значение. Все вышесказанное свидетельствует о необходимости серьезного отношения к вопросам охраны редких реликтовых видов растений Ленинградской обл., так как некоторым из них без принятия соответствующих мер грозит значительное сокращение ареала, могущее привести к исчезновению вида.

Традиционный подход с целью сохранения отдельных элементов флоры и растительности — это установление заповедных территорий: заповедников, заказников, памятников природы. Очень часто на этом природоохранная миссия и заканчивается. Однако даже защищенные от прямого непосредственного истребления человеком и результатами хозяйственной деятельности заповеданные виды все равно могут сокращаться в численности. Для разработки эффективных мер охраны и режима заповедания необходимо изучение биологии вида. Наиболее важными здесь являются исследования жизненного цикла, семенной продуктивности, возрастной структуры популяций и эколого-фитоценотической приуроченности реликтовых видов. Знание этих факторов даст возможность установить истинную степень угрозы исчезновения данного вида в природе и определить более или менее длительный прогноз его существования в конкретных ненарушаемых условиях.

Для изучения указанных биологических факторов нами взяты три редких, подлежащих охране реликтовых вида Ленинградской обл., имеющих связи с арктической и высокогорной среднеевропейской флорами — *Pulsatilla vernalis*, *Viscaria alpina*, *Oxytropis sordida*. *Pulsatilla vernalis* — среднеевропейский высокогорный вид, встречается очень ограниченно на севере Ленинградской обл. и подвергается усиленному истреблению человеком из-за своих высоких декоративных качеств. Включен в «Красную книгу. Дикорастущие виды. . .» (1975) и «Красную книгу СССР» (1978). *Viscaria alpina* — менее декоративный, более редкий в нашей флоре аркто-гипоарктический океанический вид с альпийскими связями, имеющий в Ленинградской обл. юго-восточный предел своего распространения (Миняев, 1965а). *Oxytropis sordida* — арктический вид, имеет в Ленинградской обл. всего несколько изолированных своеобразных местонахождений, геоморфология которых служит убедительным доказательством их связи с определенными стадиями поздпеледниковой истории флоры и растительности области.

Жизненный цикл прострела весеннего *Pulsatilla vernalis*, имеющего в Ленинградской обл. северо-восточную границу своего распространения, возрастная структура его популяций и методика ее определения описаны нами ранее (Симачев, 1978). Здесь мы остановимся на них кратко. На нашей территории прострел весенний спорадически встречается лишь на севере Карельского перешейка, проявляя здесь строгую приуроченность к светлым прогреваемым борам-брусничникам, ягельно-верещатниковым борам и боровым гарям. Это многолетнее травянистое розеточное ранневесеннецветущее растение, нарастающее моноподиально, после цветения — симподиально. Прорастание семян надземное. Прегенеративный период длительный. Настоящие листья появляются в возрасте 5—8 лет, и вскоре после этого наступает первое цветение. Нормально развитое генеративное растение состоит из расположенных скученно облиственных розеточных побегов с зимнезелеными листьями, живущими 2—2.5 года, и терминальными цветоносами. Имеется каудекс. Корневая система стержнекорневая, многоосевая, ветвистая. В генеративном периоде постепенно начинает проявляться разрушающее действие партикуляции, приводящее с возрастом к отмиранию всей особи. В онтогенезе прострела весеннего мы выделяем следующие возрастные состояния: проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные,[1] молодые генеративные, среднегенеративные, старые гене-

[1] Термин «виргинильный» применяем только для обозначения соответствующего возрастного состояния особи в согласии с принятой нами ранее классификацией возрастных состояний (Симачев, 1978). Считаем нецелесообразным использование того же термина для обозначения одного из периодов онтогенеза (прегенеративного).

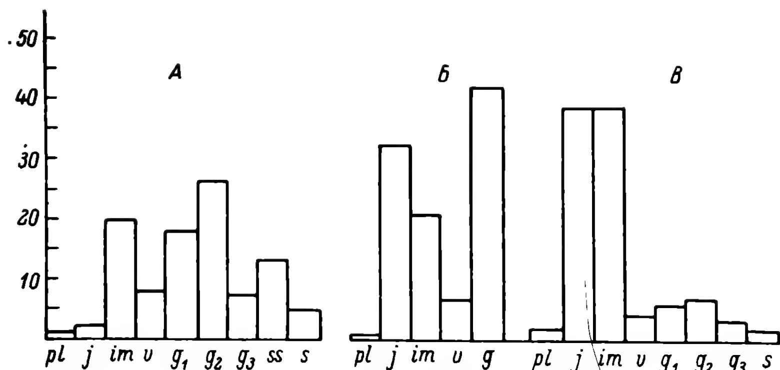


Рис. 1. Возрастные спектры популяций *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill. (*А*), *Viscaria alpina* (L.) G. Don f. (*Б*), *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. (*В*).

pl — проростки, *j* — ювенильные растения, *im* — имматурные, *v* — виргинильные, g_1 — молодые генеративные, g_2 — средневозрастные генеративные, g_3 — старые генеративные, *ss* — субсенильные, *s* — сенильные.

ративные, субсенильные и сенильные растения, схема строения которых приводилась ранее (Симачев, 1978). Возрастной состав популяции, исследованной нами в окрестностях оз. Светлое Приозерского р-на, представлен на графике возрастного спектра (рис. 1, *А*) в процентном соотношении разновозрастных особей.

Viscaria alpina смолка альпийская (с. а.) — один из немногих представителей аркто-гипоарктического элемента с альпийскими связями, проникла на территорию Северо-Запада на последних этапах деградации валдайского оледенения в конце стадии Сальпаусселькя (Миняев, 1965а). По гербарному материалу и сборам последних лет с. а. достоверно отмечается в окрестностях Выборга, Каменногорска и пос. Большое Поле на севере Карельского перешейка. Кроме того, ряд других пунктов указывается по литературе (Hiitonen, 1946; Hultén, 1950, 1971; рис. 2, *1*). В Ленинградской обл. с. а. произрастает в разреженных скальных борах на «бараньих лбах» — плоских выходах кристаллических пород Балтийского щита. Обычно она приурочена к трещинам и микроложбинам пород, где наблюдается большой слой каменисто-торфянистой почвы (до 10—15 см) и лучшие условия увлажнения. Следуя классификации И. Г. Серебрякова (1952), мы относим с. а. к полурозеточной жизненной форме, так как у нее после образования укороченных вегетативных побегов развиваются удлиненные генеративные, несущие ассимилирующие листья меньших размеров и несколько иной формы, нежели розеточные листья. До цветения с. а. нарастает моноподиально, после цветения — симподиально. Монокарпические побеги моно-, реже дициклические. Массовое цветение этого вида происходит в первой половине июня. Но в целом период цветения довольно растянут. Отдельные цветки можно найти даже в конце августа. Это объясняется наличием у с. а. цимозно-ботрического соцветия, морфобиологические особенности которого предполагают неравномерное развитие отдельных цветков в пределах одного генеративного побега. В связи с этим созревание коробочек происходит также неодновременно и продолжается с июля по сентябрь. Семена мелкие, прорастающие в основном весной. Прорастание надземное, его продолжительность около недели. Развившиеся проростки имеют линейно-продолговатые семядоли, подобные настоящим листьям, но значительно меньших размеров. Почечка у проростков не выражена. Гипокотиль и волосовидный главный корень имеют длину в среднем 1 см каждый. Меньше чем через неделю у проростков появляются ювенильные листья и, таким образом, особи с. а. вступают в следующее возрастное состояние — ювенильные растения. Семядоли при этом сохраняются. Ювенильные листья внешне похожи на листья взрослых растений, но имеют меньшую длину (до 1.2 см). Их число составляет от 1 до 4 пар. Главный корень заметно удлиняется, утолщается и в сред-

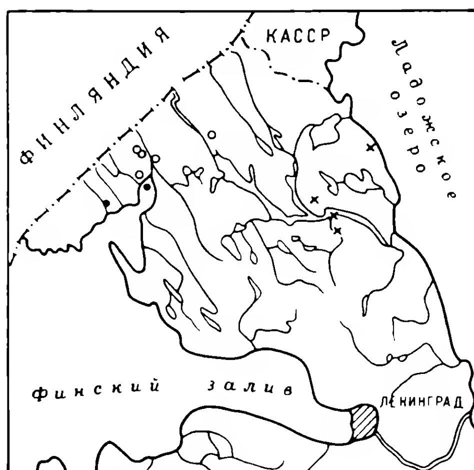


Рис. 2. Распространение на Северо-Западе РСФСР *Viscaria alpina* (L.) G. Don f. (*1*), *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. (*3*).

2 — местонахождения *Viscaria alpina* по литературным данным.

ней части дает 1—2 боковые ветви. Длительность ювенильного возрастного состояния — около двух месяцев. Затем начинается ветвление, знаменующее собой переход к имматурному возрастному состоянию. У имматурных растений в пазухах розеточных листьев развиваются боковые побеги (обычно от 1 до 5) с 1—2 парами листьев. У терминального побега — до 7—10 пар листьев. Семядоли отсыхают. Главный корень достигает длины в среднем 4—5 см, дает боковые корни второго порядка ветвления. Как правило, на первую зимовку растения уходят в имматурном возрастном состоянии. На втором году жизни у с. а. продолжается моноподиальное нарастание терминального и боковых побегов первого порядка ветвления. Вместе с этим развиваются боковые побеги высших порядков и растения приобретают типичную для взрослых особей форму куста, что характерно для виргинильных растений — заключительного возрастного состояния прегенеративного периода. Из-за большого числа боковых побегов диаметр куста виргинильных растений может достигать 10, в среднем — 4—5 см. Листья линейно-продолговатые, до 2.5 см в длину. Корневая система, по классификации В. Н. Голубева (1962), стержнекорневого типа с максимальным разветвлением главного корня в средней части. В начале вегетативного сезона третьего года жизни происходит формирование генеративного конуса.

Обычно в генеративном периоде принято различать возрастные состояния — молодые, средние и старые генеративные растения, — предполагающие постепенное увеличение и последующее уменьшение генеративной репродукции. У зацветающей впервые с. а. число образующихся генеративных побегов может быть самое разное (от 1 до 7), что в значительной мере зависит от степени индивидуального развития каждой особи. Многие растения вступают в генеративный период с недостаточно развитой вегетативной сферой, минуя отдельные возрастные состояния. Так, нередко могут переходить к цветению имматурные особи и даже ювенильные. У цветущих впервые особей образуются как единичные обычно мощные цветоносы, так и более многочисленные, но тонкие и низкие. В последнем случае часто 1—2 цветоноса все же несколько сильнее остальных. Мощность генеративной репродукции зависит от степени развития куста, поэтому следующее цветение может быть и менее обильным, чем первое. Исходя из сказанного, мы не выделяем в генеративном периоде с. а. три принятых возрастных состояния. Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов генеративных растений самое различное, но у особей, проходящих второе (третье) цветение, обычно бóльшая часть вегетативных побегов переходит в генеративные. Тип корневой системы сохраняется. Главный корень проникает в почву на глубину до 10 см. Сенильный период в жизненном цикле с. а. не выражен. Отмирание растений происходит интенсивно. По данным Л. Н. Филипповой (1975), длительность большого жизненного цикла с. а. на Кольском п-ове в условиях питомника Полярно-альпийского ботанического сада составляет 3—4 года, после чего растение целиком отмирает. В естественных условиях Ленинградской обл. отмирание растения наступает на 3—5-й год, обычно в конце лета



Рис. 3. Схема возрастных состояний *Viscaria alpina* (L.) G. Don f.

а — отмирающие листья, *б* — живые листья, *в* — цветоносы, настоящего года, *г* — боковые побеги. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

и также целиком. Схема возрастных состояний с. а. приведена на рис. 3.

Изучение возрастного состава популяции с. а. производилось в окрестностях г. Выборга в популяции, произрастающей на открытых «бараньих лбах» с редким травяным покровом из *Rumex acetosella* L., *Hieracium pilosella* L., *Antennaria dioica* Gaertn., *Vaccinium vitis-idaea* L. и немногочисленными другими видами. Возрастной состав популяции с. а., выраженный в процентах от общего количества, представлен на графике возрастного спектра (рис. 1, *Б*).

Oxytropis sordida — остролодочник грязноватый (о. г.) — редкий в нашей области представитель евро-сибирского континентального арктического элемента. Это один из наиболее древних по возрасту реликтов, проникший на территорию области в конце Невской стадии деградации валдайского оледенения (Миняев, 1965а). В Ленинградской обл. известны лишь единичные местонахождения о. г., находящиеся на севере Карельского перешейка (рис. 2, *3*). Они приурочены обычно к ледниково-аккумулятивным образованиям — камам и озам — с высотами в 60—80 м. Именно такого уровня (максимум 55 м, по Маркову, 1933), достигало одно из плотинных ледниковых озер, что позволяет точно датировать возраст указанного реликта (Миняев, 1965а). В Ленинградской обл. о. г. произрастает в редкостойных борах-брусничниках по крутым слабо задерненным склонам озов и камов. Это многолетнее травянистое растение с моноподиальным нарастанием. Зацветает о. г. в середине июня, плоды созревают в конце июля—августе. В связи с неполным раскрытием створок часть семян остается в бобах. Семена довольно крупные (до 0.3 см), почковидные. Прорастают они главным образом в конце лета в этот же вегетационный период. Прорастание надземное. Семядоли проростков овальные, их размер 0.6×0.3 см. Почечка слабо выражена. Длина гипокотиля в среднем 1 см. Главный корень волосовидный, до 1.5 см в длину. В состоянии

проростков растение находится всего несколько дней. Вскоре появляются ювенильные листья с одной супротивной парой листочков и конечной долей. Пластинка листа по сравнению с черешком намного короче. Семядоли при этом сохраняются. Длина ювенильных листьев — 2—3 см, в числе 2—3(4). Главный корень удлиняется, дает немногочисленные короткие веточки или одну-две более крупные. В ювенильном возрастном состоянии растения уходят на зимовку. После зимовки они могут продолжать развитие как ювенильные. В таком случае в течение лета растения образуют 3—4 мелких листа с 1—2(3) парами небольших листочков. На следующий год развиваются перистые листья с 2—6(7) парами листочков с пластинкой листа, равной по длине черешку. Главный корень в верхней части несколько веретеновидно утолщается, удлиняется, степень его ветвления увеличивается. Растения, находящиеся на этом этапе большого жизненного цикла, относятся нами к имматурному возрастному состоянию, длящемуся примерно 2—3 года.

На заключительной стадии прегенеративного периода в виргинильном возрастном состоянии у растений начинается ветвление. Из пазушных почек развиваются побеги 1—3 порядков ветвления с 6—8 перистыми листьями на каждом. Годичный прирост побегов значительный — до 2 см. Еще у имматурных и редко у ювенильных растений могут закладываться придаточные почки, однако они, как правило, не развиваются в побеги. Лист виргинильного растения достигает 20 см в длину и имеет 9—13 пар листочков. Его пластинка в 1.5—2 раза длиннее черешка. В последующих возрастных состояниях размеры листьев не увеличиваются, соотношение длины черешка и пластинки сохраняется. Главный корень в верхней части виргинильных растений сильно утолщается. Количество боковых корней невелико, разной длины, иногда их длина, как у главного корня. По характеру корневой системы, согласно классификации Голубева (1962), мы относим о. г. к стержнекорневым растениям с максимальным разветвлением главного корня в нижней части. В виргинильном возрастном состоянии у о. г. формируется каудекс по типу надземного ветвистого (Нухимовский, 1969). Виргинильное возрастное состояние длится около 2—3 лет. Закладка генеративных органов происходит, по-видимому, на 5—7 году жизни в конце июня—первой половине июля в пазухах верхних листьев.

К периоду зимовки генеративные побеги имеют уже в разной степени сформированные соцветия с прицветниками и зачаточными цветками. Весной происходят дальнейшие их рост и развитие. Цветение, как уже отмечалось, наступает в середине июня. При первом цветении образуется небольшое количество цветоносов, часто с неразвитыми цветками либо с очень малым числом нормальных цветков. Молодые генеративные растения активно ветвятся. Ветви часто большой длины, далеко отставлены друг от друга. Основная часть побегов — вегетативные. Отдельные мелкие побеги отмирают. Корень еще более утолщается. Возрастное состояние молодых генеративных растений, по-видимому, продолжается 2—3 года, после чего растения переходят в среднегенеративные. Среднегенеративные особи представляют собой хорошо развитый куст с большим числом вегетативных и генеративных побегов 2—3(4) порядков ветвления. Почти на каждой крупной ветви развиваются от 1 до 5 цветоносов. Мелкие и отдельные крупные ветви часто отмирают, что обусловливает также частичное отмирание в каудексе. Толстый главный корень и немногочисленные скелетные боковые «ветви», нередко не уступающие по длине главному, глубоко уходят в почву (до полуметра), отдаляя всасывающую надземную сферу от нарастающих побегов. В среднегенеративном возрастном состоянии растения могут пребывать примерно около трех лет, после чего они вступают в последнее возрастное состояние генеративного периода — старые генеративные растения. У старых генеративных особей снижается общее число цветоносов, так как обычно цветут только наиболее сильные ветви. Процессы отмирания начинают преобладать над процессами возобновления, что выражается в отмирании групп ветвей и значительном разрушении каудекса. Однако партикуляция, т. е. разъединение особи на

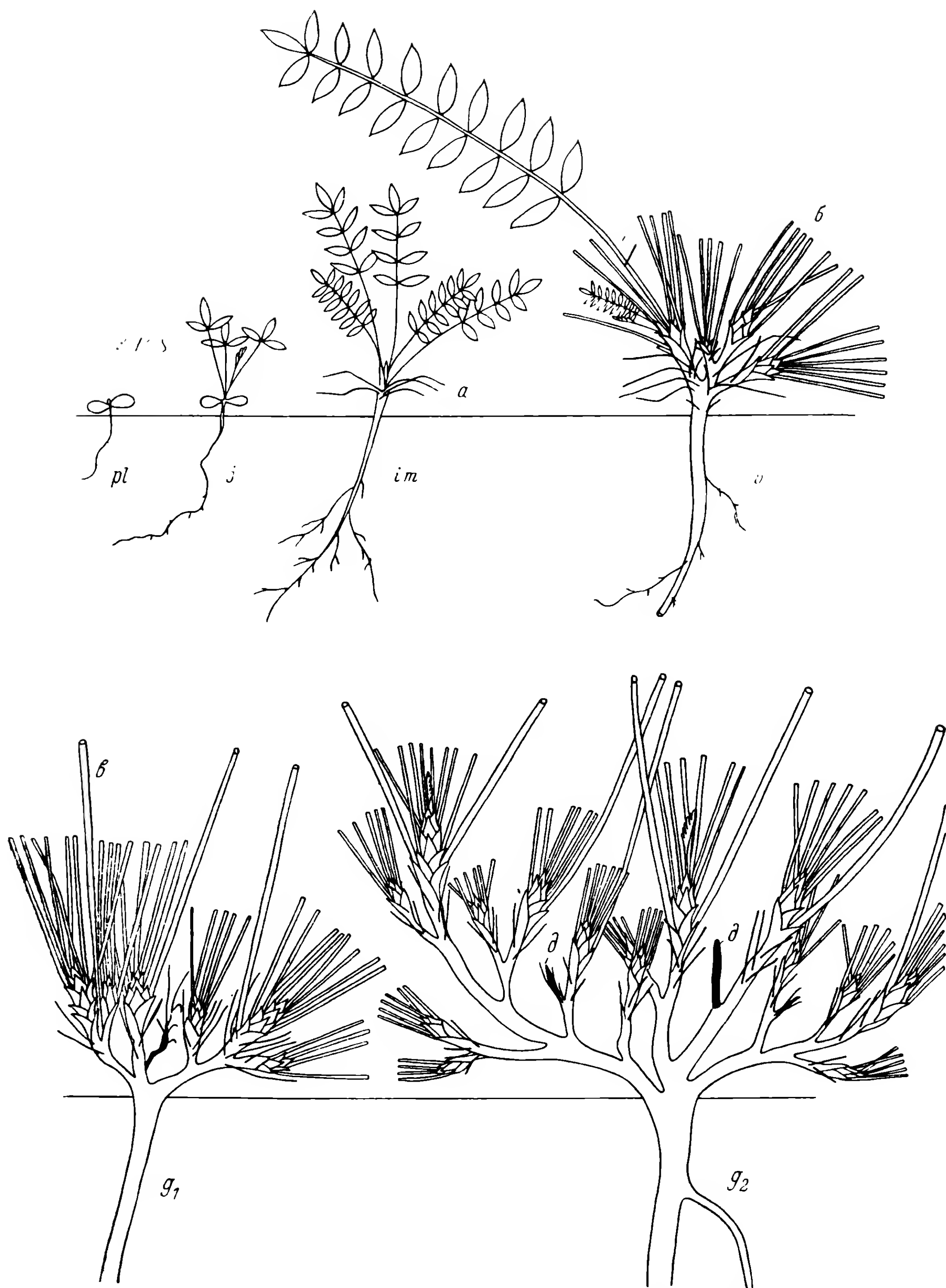


Рис. 4. Схема возрастных состояний *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers.

в' — цветоносы прошлого года, *д* — отмирающие побеги. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 3.

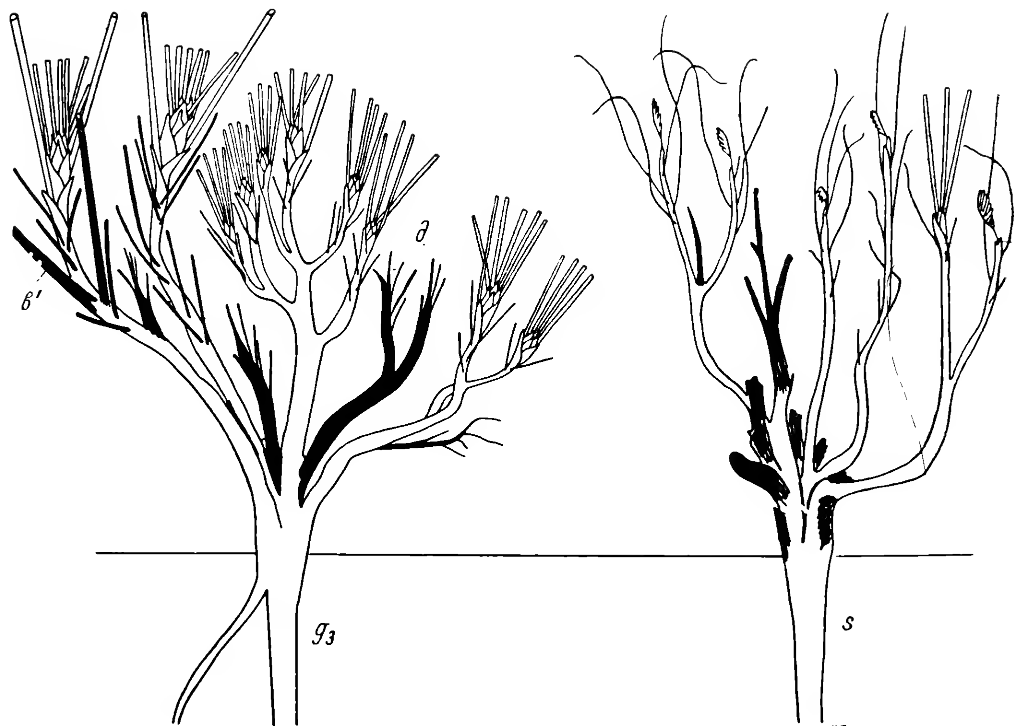


Рис. 4 *(продолжение).*

отдельные партикулы, происходит только в единичных случаях. Возрастное состояние старых генеративных растений длится, видимо, около 2 лет. Такой же срок или несколько меньше продолжается и следующее возрастное состояние — сенильные растения, относящиеся к заключительному, сенильному периоду большого жизненного цикла о. г. Сенильные особи имеют большое число отмерших побегов и малое число вегетативных побегов возобновления. Листья сенильных растений сохраняют структуру взрослого листа, но пластинки листа мелкие, на коротком черешке с некрупными долями. Процессы отмирания распространяются вниз на верхнюю часть корневой системы. В целом продолжительность жизни особей, проходящих полный жизненный цикл, определяется примерно в 13—17 лет. Длительность отдельных возрастных состояний устанавливалась нами по ряду признаков: числу остатков черешков отмерших листьев, длине годичного прироста, величина которого для каждого возрастного состояния примерно одинакова, по наличию структур, характерных для перехода из одного возрастного состояния в другое. Схема возрастных состояний о. г. приведена на рис. 4.

Возрастной состав популяции о. г. исследовался нами в окрестностях ст. Петяярви на крутом склоне оза, расположенного в редкостойном бору. Изучались верхняя, средняя и нижняя части склона, различающиеся по числу произрастающих там особей. В средней части склона о. г. растет очень плотно. К гребню склона и его подошве он редеет. В ковер, образуемый этим растением, заходят немногочисленные окружающие его на склоне виды: *Vaccinium vitis-idaea*, *Antennaria dioica*, *Hieracium pilosella*, *Convallaria majalis* L. и некоторые другие. Возрастной состав популяции о. г. представлен в виде возрастного спектра на рис. 1, *В*. Около 20% особей от общего числа генеративных растений имеют одно-двулетние перерывы в цветении.

Приведенные выше результаты исследования жизненного цикла и возрастного состава популяций всех трех видов показывают, что все они полностью проходят большой жизненный цикл и имеют нормальную возра-

стную структуру популяций. Небольшое число проростков объясняется малой длительностью этого возрастного состояния и неодновременным прорастанием семян. Высокое содержание особей ранних стадий онтогенеза (ювенильных и имматурных) и уменьшение их количества при переходе к виргинильным растениям свидетельствуют о большей уязвимости ювенильных и имматурных растений и в дальнейшем их значительной элиминации. Особенно резкое снижение численности виргинильных растений по сравнению с ювенильными и имматурными мы наблюдаем у остролодочника грязноватого. Это растение встречается на относительно небольшой площади по склону оза. В то же время на 1 м² может произрастать до 260 особей (из них только до 10 особей взрослых). Ювенильные и имматурные растения, занимая свою пространственную нишу, располагаются в промежутках между взрослыми растениями. Переход имматурных растений в виргинильные, сопровождаемый ветвлением, рассредоточением побегов, усиливает конкуренцию за свободные места в популяции и снижает число виргинильных растений по сравнению с имматурными. Вышеназванные цифры численности ювенильных и имматурных растений, с одной стороны, и виргинильных — с другой, показывают максимальную и оптимальную насыщенность конкретного участка особями остролодочника грязноватого. В популяции прострела весеннего внутрипопуляционная конкуренция, выражающаяся также в пониженном и стабильном числе виргинильных растений по сравнению с ювенильными и имматурными, в значительной мере обусловливается конкуренцией корневых систем, которые более развиты, чем надземные части, особенно если сравнить их в этом отношении с остролодочником грязноватым. Если у последнего и прострела весеннего практически любая точка занимаемого популяцией пространства может быть заселена особью того или иного возраста, то у смолки альпийской, часто приуроченной к трещинам скал и микропонижениям пород, элиминация особей ранних стадий онтогенеза происходит из-за отсутствия благоприятных условий для их развития. Высокое содержание имматурных растений остролодочника грязноватого создается, видимо, за счет большей длительности у него имматурного возрастного состояния по сравнению с другими видами. В генеративном периоде всюду, где удалось выделить все три возрастных состояния, пик численности приходится на среднегенеративные растения, что свидетельствует о зрелости популяций и обеспеченном семенном возобновлении. Процент сенильных растений у остролодочника грязноватого и прострела весеннего невысок, что связано с малой длительностью этого возрастного состояния. Сенильный период смолки альпийской вообще не выражен в ее жизненном цикле из-за быстрого и полного отмирания старых особей. Плодоношение прострела и остролодочника происходит регулярно, и возрастная структура популяций во все годы остается нормальной. У смолки альпийской в отдельные засушливые сезоны наблюдается массовое отмирание особей различных возрастных состояний, в том числе и генеративных, часто не успевших отплодоносить. Популяция смолки в таких случаях сохраняется в значительной мере за счет запаса семян предыдущего года и некоторой доли их нынешнего, если отмирание особей частично произошло после плодоношения. Таким образом, у смолки альпийской отмечаются нарушения ритма развития и связанные с этим нерегулярность плодоношения и ненормальность возрастной структуры в отдельные годы.

Успешное существование вида в конкретных современных условиях, т. е. возможность достаточно широкого его расселения, обмена генной информацией и на ее основе дальнейшей эволюции вида, определяется в первую очередь семенным размножением, важнейшим показателем которого является семенная продуктивность. Согласно И. В. Вайнагию (1974), мы выделяем потенциальную и фактическую семенную продуктивности, т. е. число семяпочек, с одной стороны, и число завязавшихся из них семян — с другой, отношение которых (семян к семяпочкам), выраженное в процентах, дает процент семинификации (ПС). Для возможности сравнения статистического материала по семенной продуктивности различных

биоморф Вайнагий (1974) вводит понятие элементарной единицы семенной продуктивности, т. е. тех генеративных частей растения (цветок, соцветие, генеративный побег и т. п.), которые являются основой для определения семенной продуктивности изучаемого вида. При выборе элементарной единицы руководствуются степенью варьирования числа семяпочек в гинецее. Для всех трех видов за элементарную единицу семенной продуктивности мы принимаем цветок, так как число семяпочек у них не строго фиксировано. У прострела весеннего элементарной единицей может быть генеративный побег, так как на побеге развивается всего один цветок.

Исследование семенной продуктивности изученных видов проводилось в тех популяциях, где выяснялся возрастной состав популяций. Семенная продуктивность элементарной единицы определялась исходя из 100 учетных единиц; для подсчета же других элементов семенной продуктивности (Работнов, 1950), т. е. числа цветков в соцветии и генеративных побегов на особи, было взято соответственно смолки — 250 и 300, остролодочника — 200 и 230, прострела — 200 особей в связи с требованиями точности опыта (ее показатель P должен быть ниже 5%). Полученный материал был обработан методами биологической статистики, изложенными в руководствах по биометрии (Рокицкий, 1973; Зайцев, 1974; Терентьев, Ростова, 1977, и др.). Из числа предложенных Вайнагием (1973) основных статистических показателей семенной продуктивности мы используем среднюю арифметическую $\bar{x}$, среднее квадратичное отклонение σ, коэффициент вариации CV, показывающие средние величины семенной продуктивности и степень их вариации. Кроме того, применяем еще коэффициент корреляции r для выяснения взаимозависимости между числом семяпочек и семян. Достоверность показателей оценивается по средним ошибкам среднего арифметического $S_{\bar{x}}$, среднего квадратичного отлонения S_{σ}, коэффициентов вариации и корреляции (S_{CV} и S_r соответственно). Все биометрические расчеты производились на основе известных формул указанных выше руководств. Полученные данные по семенной продуктивности исследованных видов сведены в таблицу.

Приведенные в таблице количественные показатели семенной продуктивности убедительно подтверждают достаточную обеспеченность семенного возобновления у всех исследованных видов. Уровень изменчивости (Мамаев, 1968) числа семяпочек, семян, плодоносящих органов (бобы, коробочки, плодоносы), отражаемый коэффициентом CV, везде повышенный (CV более 25%) за исключением среднего уровня изменчивости (CV=18%) числа семяпочек в бобах остролодочника грязноватого. О достаточном объеме выборок и достоверности среднего арифметического свидетельствуют коэффициент точности опыта P, который во всех случаях меньше 5%, и коэффициент Стьюдента t, везде значительно превышающий (более чем в 30 раз) среднюю ошибку среднего арифметического. ПС у всех трех видов достаточно высокий — более 50%. Очень слабая корреляция между числом семяпочек и семян наблюдается у прострела весеннего, что можно объяснить наличием в его популяции достаточного количества старых генеративных особей при большом числе семяпочек, нередко развивающих неполноценные семена.

Исследования жизненного цикла, возрастной структуры популяций, семенной продуктивности прострела весеннего, смолки альпийской, остролодочника грязноватого показывают достаточно высокую жизненность их популяций в тех экологических нишах, где они исторически закрепились, находясь здесь на пределе своего распространения в отрыве от основной части ареала. Но строгая привязанность всех трех видов к этим определенным узким эколого-фитоценотическим условиям свидетельствует о невозможности непосредственного сохранения видов без охраны их местообитаний. Устойчивость популяций изученных видов прямо зависит от устойчивости экосистем, в которых они произрастают. Исходя из этого для обеспечения охраны типичные местообитания этих растений, где они произрастают наиболее массово, должны быть заповеданы. Отдельные местообитания смолки альпийской и остролодочника грязноватого вошли в со-

Показатели семенной продуктивности редких реликтовых видов

	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	$\sigma \pm S_{\sigma}$	$CV \pm S_{CV}$	P	t	ПС	$r \pm S_r$
			Pulsatilla vernalis (L.) Mill.				
Число семяпочек в элементарной единице	179±5.159	51.590±3.648	28.790±2.095	2.879	34.690		
Число семян в элементарной единице	90±3.457	34.575±2.445	38.416±2.716	3.841	26.030	50.279	0.018±0.0[illegible]
Число генеративных побегов на особи	7±0.342	4.836±0.242	69.080±3.450	4.874	20.468		
			Viscaria alpina (L.) G. Don f.				
Число семяпочек в элементарной единице	43±1.162	11.624±0.822	27.032±1.918	2.703	37.005		
Число семян в элементарной единице	26±1.221	12.215±0.864	46.981±3.322	4.698	21.294	60.465	0.753±0.043
Число коробочек на плодоносе	7±0.241	3.804±0.170	54.340±2.430	3.437	29.090		
Число генеративных побегов на особи	6±0.270	4.683±0.191	78.005±3.184	4.505	22.197		
			Oxytropis sordida (Willd.) Pers.				
Число семяпочек в элементарной единице	22±0.400	3.999±0.282	18.177±1.285	1.818	55.000		
Число семян в элементарной единице	15±0.531	5.313±0.376	35.420±2.505	3.542	28.248	68.181	0.449±0.080
Число бобов на плодоносе	4±0.168	2.378±0.119	59.446±2.972	4.204	23.786		
Число генеративных побегов на особи	7±0.348	5.283±0.246	75.471±3.518	4.975	20.100		

став предложенных и утвержденных для Ленинградской обл. заказников. Эти виды, а также прострел весенний объявлены охраняемыми растениями. Учитывая большую уязвимость смолки альпийской даже в условиях заказника, необходимо заповедать еще одно ее местообитание в окрестностях пос. Большое Поле. С целью охраны прострела весеннего нами предложена организация заказника в районе оз. Светлое (Симачев, 1978). В заказниках возможно проводить лишь те народнохозяйственные мероприятия, которые не приведут к крупным сдвигам в эколого-фитоценотической обстановке местообитаний охраняемых видов. Так, например, некоторое осветление территории, не изменяющее фитоценотического состава, полезно как для прострела, так и остролодочника. Наиболее важным для смолки является поддержание на оптимальном уровне водного режима. На нее особенно пагубно влияют пожары, уничтожение древостоя и вытаптывание. Обязательным условием должно быть также строгое запрещение сбора цветков и особей всех трех видов, особенно высокодекоративного прострела весеннего и легко ранимой смолки альпийской.

На основании вышеприведенных биологических критериев Н. А. Миняев предложил схему градаций жизненного состояния реликтовых видов. В зависимости от завершенности жизненного цикла, регулярности плодоношения, возрастной структуры популяций, размаха эколого-фитоценотической амплитуды, отражающей возможности межпопуляционного генного обмена, выделяются 5 степеней жизненности: высокая, пониженная, низкая, очень низкая, крайне низкая. В Ленинградской обл. произрастают реликтовые виды, относящиеся к любой из этих указанных групп, поэтому так важны изучение предложенных выше биологических критериев с целью выяснения настоящего и будущего популяций охраняемых видов и установление соответствующего режима охраны. По этой классификации рассмотренные выше прострел весенний и остролодочник грязноватый относятся нами к видам пониженной степени жизненности (угнетенные виды первой степени), так как при завершенном жизненном цикле, регулярном плодоношении, нормальной возрастной структуре популяций у них резко сужена эколого-фитоценотическая амплитуда, что ведет к нарушению обмена генной информацией в особо засушливые годы. Смолка альпийская из-за не всегда регулярного плодоношения и связанными с этим отклонениями в возрастной структуре популяций имеет низкую степень жизненности (угнетенный вид второй степени). Реликтовые виды с низкой, очень низкой и крайне низкой степенью жизненности (соответственно угнетенные виды второй, третьей степени и исчезающие на данной территории), кроме обязательной их охраны в природных местообитаниях, должны быть введены в культуру в ботанических садах. В случае исчезновения таких видов в природе интродукция не только спасет их от полного безвозвратного вымирания в нашем регионе, но в отдельных случаях даст возможность получить посевной материал для репатриации исчезнувших видов снова в природу (Симачев, 1975).

ЛИТЕРАТУРА

Вайнагий И. В. (1973). Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. Растит. ресурсы, 9, 2. — Вайнагий И. В. (1974). О методике изучения семенной продуктивности растений. Бот. ж., 59, 6. — Голубев В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Тр. Центр.-Черн. гос. запов. им. проф. А. В. Алехина, VII. — Зайцев Г. Н. (1973). Методика биометрических расчетов. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — Колесников Б. П., А. М. Семенова-Тян-Шанская, С. М. Стойко, В. Н. Тихомиров. (1974). Актуальные вопросы охраны растительного мира. Бот. ж., 59, 10. — Красная книга СССР. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). — Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). — Мамаев С. А. (1968). О закономерностях колебания амплитуды внутривидовой изменчивости количественных признаков в популяциях высших растений. Журн. общ. биол., 29, 4. — Марков К. К. (1933). Поздне- и послеледниковая история окрестностей Ленинграда на фоне поздне- и послеледниковой истории Балтики. Тр. комис. по изуч. четв. периода,

IV. Л. — М и н я е в Н. А. (1951). Основные этапы истории формирования флоры Ленинградской области. Науч. бюл. ЛГУ, 28. — М и н я е в Н. А. (1957). История формирования флоры Северо-Запада европейской части СССР. Делег. съезд ВБО, тез. докл., VII. Л. — М и н я е в Н. А. (1960). Об арктических и альпийских связях во флоре Северо-Запада европейской части СССР. Вопросы ботаники, 2. — М и н я е в Н. А. (1962). О флоре сосновых боров Лужского района Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1, 3. — М и н я е в Н. А. (1964). Альпийские и карпатские связи во флоре Северо-Запада европейской части СССР. Программа и тезисы докл. научн. конфер., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. Тарту.— М и н я е в Н. А. (1965а). Арктические и арктоальпийские элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 1. Л. — М и н я е в Н. А. (1965б). Сибирские таежные элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 1. Л. — М и н я е в Н. А. (1965в). Умеренные восточно-европейские (сарматские) элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 21, 4. — М и н я е в Н. А. (1969а). Горные среднеевропейские элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. Л. — М и н я е в Н. А. (1969б). Гипоарктические (арктобореальные) элементы во флоре Северо-Запада европейской части СССР. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. Л. — Н у х и м о в с к и й Е. Л. (1969). О термине и понятии «каудекс». 3. Многообразие каудексов и отличие их от других структурных образований. Вестн. МГУ, отд. биол., почв., 2. — Р а б о т н о в Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III, Геоботаника, 6. — Р е ш е н и е Леноблисполкома № 145 от 29 III 1976 «О создании заказников и признании памятниками природы ценных природных объектов на территории Ленинградской области». — Р е ш е н и е Ленобл. и горисполкомов 823/407 от 14—21 XI 1977 «О мероприятиях по охране дикорастущих лекарственных и декоративных растений». — Р о к и ц к и й П. Ф. (1973). Биологическая статистика. — С е р е б р я к о в И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — С и м а ч е в В. И. (1975). Опыт организации экспозиции редких видов растений в ботаническом саду Ленинградского государственного университета. Бюл. ГБС АН СССР, 95 — С и м а ч е в В. И. (1978). Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla vernalis* (L.) Mill. в Ленинградской области. Бот. ж., 59, 6. — Т е р е н т ь е в П. В., Н. С. Р о с т о в а. (1977). Практикум по биометрии. — Ф и л и п п о в а Л. Н. (1975). Введение в культуру представителей семейства гвоздичных местной флоры. В кн.: Флористические исследования и зеленое строительство на Кольском полуострове. Апатиты. — H i i t o n e n J. (1946). Karjalan kannas kasvien vaellustienä lajien nykylevinneisyyden vallosa. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 22, 1. — H u l t é n E. (1950, 1971). Atlas över växternas utbredning i norden. Stockholm.

Ленинградский государственный университет. Получено 22 III 1979.

УДК 502.7 (47+57)

Ю. А. Лукс, И. В. Крюкова

О СОЗДАНИИ ЕДИНОЙ ДЕЙСТВЕННОЙ СИСТЕМЫ ЗАПОВЕДНОСТИ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ РАСТЕНИЙ

YU. A. LUKS, I. V. KRUKOVA. CONTRIBUTION TO THE CONSTRUCTING A UNITED EFFECTIVE RESERVATION SYSTEM OF RARE AND VANISHING PLANTS

Рассматриваются конкретные предложения по совершенствованию Положений о «Красной книге СССР» и региональных «Красных книгах», вопросы об этике ботаников, нормах сбора редких и исчезающих растений для гербаризации и интродукции. На примере составления общего списка заповедных видов флоры Крыма показано, что подобные региональные списки должны включать не только виды, упомянутые в «Красных книгах» разных рангов, но и заповеданные решениями местных органов Советской власти.

Всемерная охрана растительного и животного мира — одна из важнейших международных проблем. В начале 60-х годов XX в. Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) учредил международную «Красную книгу». В 1978 г. был опубликован очередной

том этой «Книги», посвященный растениям, — «The IUCN Plant Red Data Book» (Lucas, Synge, 1978). В 1974 г. Коллегией Министерства сельского хозяйства СССР учреждена «Красная книга СССР» и утверждено Положение о ней.[1] Подобные общегосударственные или национальные «Красные книги» уже созданы или создаются в ряде стран. В СССР, кроме уже изданной всесоюзной, ведется работа по подготовке также и региональных или республиканских «Красных книг».

Все «Красные книги» должны действовать на основании детально разработанных Положений, содержащих конкретные, имеющие силу закона мероприятия как в отношении охраны самих видов, так и их местообитаний. В таком случае «Красные книги» различных рангов можно рассматривать как единую систему охраны редких и исчезающих видов растений и животных.

По-видимому, для «Красной книги СССР» и региональных «Красных книг» должны быть выработаны и утверждены принципы отбора видов, исключающие случайность или субъективность при определении объектов охраны. Необходимо также принять единую систему классификации видов по категориям редкости, опасности изреживания или уничтожения. Разработка общей системы категорий, предусматриваемых Положениями о «Красных книгах», — исключительно важный вопрос.

Расположение видов по категориям редкости значительно облегчает практическое пользование этими «Книгами», оно является как бы ключом к разработке конкретных мер по охране растений. Виды, отнесенные к разным категориям, требуют разной степени охраны и разных форм работы по их сохранению. Так, с редкими и редчайшими растениями должны работать главным образом специалисты-биологи, тщательно изучая их численность, жизненность, биологические и экологические особенности, возможности культивирования с целью репатриации или введения в культуру, характер необходимого заповедного режима и др. Ученые и любители природы, занимающиеся охраной массово уничтожаемых растений, должны на первое место ставить широкую пропаганду всеми возможными средствами идей охраны не столько редких и исчезающих, сколько уничтожаемых растений, а также практическую природоохранную деятельность общественности; в отношении особенно полезных растений — их промышленное культивирование. Если же растения являются редкими и вместе с тем массово уничтожаемыми, они находятся в крайне опасном положении и к ним применимы все перечисленные формы работы.

Число и содержание категорий редкости пока различно и непостоянно. Так, Комиссией по редким и исчезающим видам МСОП при подготовке списков растений для международной «Красной книги» было принято 5 категорий («Красная книга», 1975). В дальнейшем эта Комиссия пользовалась уже восемью категориями и одним дополнительным символом («List of rare, threatened and endemic plants for. . .», 1976; «List of rare, threatened and endemic plants in. . .», 1977). Предполагалось, что для «Красной книги СССР» будет принято 5 категорий (Денисова, 1976), но в действительности принятыми оказались только две («Красная книга СССР», 1978): «находящиеся под угрозой исчезновения» и «редкие». Распределение видов даже по этим двум категориям осуществлено почему-то лишь для млекопитающих и птиц, а степень редкости растений можно в какой-то мере узнать только из описания вида.

Множественность категорий, используемых в последние годы Комиссией по редким и исчезающим видам МСОП, несомненно весьма полезна при тщательной и долговременной научно-исследовательской работе. Более удобным в практическом отношении является применение лишь трех категорий: 1 — редчайшие, возможно, уже исчезнувшие; 2 — редкие; 3 — сокращающиеся по численности (также и массово уничтожаемые). Именно эти три категории использованы авторами при выделении видов

---

[1] В «Красной книге СССР» (1978) это Положение не приведено; лишь в кратком вводном тексте частично излагается его содержание.

флоры Крыма, нуждающихся в охране (Лукс, Крюкова, Привалова, 1975; Лукс, Привалова, Крюкова, 1975, 1976).

Основным вопросом при составлении списков видов, рекомендуемых для заповедной охраны на местах и для включения в «Красные книги» разных рангов, является: какие же виды следует включать в эти списки? Каких-либо стандартных и утвержденных методик или советов в этом отношении пока нет. Однако практика показывает, что ботаники, составляющие их, чаще всего используют сходные принципы.

В списки следует включать редчайшие исчезающие и редкие растения, а также массово уничтожаемые. Из числа редких в первую очередь нуждаются в охране виды, имеющие большую научную или хозяйственную ценность (эндемики, реликты, декоративные, лекарственные и др.). Опасность нарушения местообитаний особенно велика для очень редких эндемичных видов и видов с узкой экологической амплитудой. Не меньшего внимания заслуживают виды, не эндемичные и не ставшие еще редкими, но подвергающиеся массовому уничтожению, вследствие чего быстро сокращается их численность.

Сходные принципы были положены в основу отбора видов составителями «Красной книги» (1975).

Число видов, включаемых в «Красные книги», не должно искусственно ограничиваться.[2] Если принципы отбора достаточно строго выдерживаются, состав видов формируется правильно. Он несомненно будет лучше откорректирован при дальнейшем углублении ботанических знаний об определенных видах и совершенствования методик всестороннего изучения редких и исчезающих растений. Но это, конечно, станет возможным еще не так скоро. На современном же этапе надо исчерпывающе использовать все имеющиеся литературные источники, содержащие ту или иную информацию о степени редкости видов и опасности сокращения их численности. Крайне важно также учесть знания и опыт всех местных ботаников каждого региона. Следует всячески поощрять издание списков и каталогов редких, исчезающих и уничтожаемых растений, рекомендуемых для заповедной охраны на местах. Именно эти списки (по объему — самые обширные), утвержденные органами местной Советской власти, являются основой для включения затем тех или иных видов в «Красные книги» разных рангов. Составление и публикация таких исходных списков рекомендованы Первым Всесоюзным совещанием по вопросам организации охраны ботанических объектов (1968 г.), юбилейной сессией Совета ботанических садов СССР (1974 г.) и XII Международным ботаническим конгрессом (1975 г.).

Желательно, чтобы первичные списки содержали и основные фактические данные (результаты изучения флоры местными ботаниками): категории редкости, распространение в данном регионе, общая географическая характеристика вида (географический элемент), для редчайших видов — год последнего гербарного сбора и, наконец, рекомендации по включению тех или иных видов в «Красные книги» разных рангов. Примерами составления списков растений, рекомендуемых к охране, могут служить работы целого ряда авторов (Котов, 1962; Галушко, 1966; Воробьев, 1969; Чопик, 1970, 1978; Камышев, 1973; Цицин, Лапин, 1973; Биркмане, Табака, 1974, и др.), а также работы авторов настоящей статьи (Лукс, Крюкова, Привалова, 1975; Лукс, Привалова, Крюкова, 1975, 1976).

Проекты «Красных книг» разных рангов должны широко обсуждаться специалистами — ботаниками, работниками лесного, сельского хозяйства и службы охраны природы. В целях достижения большей объективности рекомендаций, может быть, следует ввести в действие обсуждение «Проекта 1-й редакции» путем опубликования его в центральных журналах. Это дало бы возможность откорректировать списки для последующего включения содержащихся в них видов в «Красную книгу». Для увеличения

---

[2] В «Красной книге СССР» (1978) учтено пока только 444 таксона, а в «Красной книге США» (Ayensu, 1978) — 3200 таксонов, составляющих более 10% флоры США.

действенности рекомендаций «Красной книги СССР» и региональных «Красных книг» союзных республик окончательный вариант списков растений и животных должен утверждаться Советом Министров СССР или соответственно Советами Министров союзных республик с тем, чтобы эти списки и сами «Красные книги» приобрели непреложную законную силу.

В действительности пока все обстоит несколько иначе. Так, «Красная книга СССР» учреждена постановлением Коллегии Министерства сельского хозяйства СССР. Ведение ее поручено Центральной научно-исследовательской лаборатории охраны природы МСХ СССР.[3] Руководит работой этой лаборатории Научно-технический совет при Главном управлении по охране природы, заповедникам, лесному и охотничьему хозяйствам МСХ СССР, который и утверждает списки растений, включаемых в «Красную книгу СССР». В то же время одна из региональных «Красных книг» — «Красная книга Украинской ССР» — была учреждена постановлением Совета Министров Украинской ССР, ведение ее было возложено на Академию наук УССР, а утверждение «Списка редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений», занесенных в «Красную книгу Украинской ССР», было поручено Государственному комитету Совета Министров УССР по охране природы.

По-видимому, все «Красные книги» должны вестись соответствующими институтами академий наук непосредственно или под их руководством (Лукс, Крюкова, 1979).

«Красные книги» учреждаются с целью практической охраны редких и исчезающих видов. Однако еще нет полной ясности в вопросе о том, каким именно образом на местах будет обеспечена охрана видов, включенных в эти «Книги».

В целях увеличения действенности «Красных книг» необходимо дополнить Положения о них совершенно конкретными указаниями о мерах, которые надлежит принимать на местах в отношении видов, включенных в эти «Книги» и отнесенных к той или иной категории редкости. К сожалению, таких предписаний в Положении о «Красной книге СССР» пока нет (Жирнов и др., 1975). Непосредственно в самой «Красной книге СССР» (1978) лишь при описаниях видов сообщаются принятые или рекомендуемые меры охраны, но нигде не сказано, что все эти рекомендации совершенно обязательны к исполнению на местах.

Можно предложить (в порядке обсуждения) следующую систему мер, которой необходимо дополнить действующие в настоящее время Положения о «Красных книгах». Все виды растений данного региона, включенные в «Красные книги» разных рангов, автоматически переходят в разряд заповедных, и списки их подлежат немедленному опубликованию в местной официальной печати после принятия соответствующих решений областными, районными и городскими исполкомами Советов народных депутатов. В отношении всех заповеданных видов необходимы широкая пропаганда идей охраны и информация о мерах охраны через печать, радио и телевидение. В Положениях должно быть отмечено, что в отношении видов, включенных в «Красные книги», категорически запрещается любительский и массовый сбор растений и их частей и одновременно обеспечивается полная сохранность наиболее характерных местообитаний этих видов (путем учреждения микро- и макрозаповедников специального назначения и режима).

Исполкомы должны предложить местным ботаническим и биологическим учреждениям, кафедрам институтов или университетов срочно определить важнейшие местообитания видов, включенных в «Красные книги», для их перевода в ранг заказников или заповедников специального назначения (т. е. создаваемых специально для охраны видов, включенных в «Красные книги»).

---

[3] Ныне Научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела МСХ СССР.

Полностью запрещается выкопка заповеданных растений с целью пересадки и гербаризации студентами, школьниками, членами обществ охраны природы, любителями-цветоводами и др. Необходимо составление специальных инструкций об этом, обязательных в системе высшего и среднего образования.

Гербаризация редких заповеданных растений флористами может производиться только в случае крайней необходимости. Желательно в этих исключительных случаях брать лишь надземные части растения. Вероятно, будет целесообразно внести следующее предложение на рассмотрение и утверждение очередным XIII Международным ботаническим конгрессом: «Всем ботаникам следует заботливо относиться к редким и исчезающим растениям. Полная выкопка таких растений с целью гербаризации или интродукции, как правило, недопустима. Разрешается в исключительных случаях лишь изъятие отдельных частей растений для гербаризации и вегетативного размножения при интродукции (для последующей репатриации, введения в культуру и др.)».

В последнее время все более угрожающие масштабы приобретает выкопка редких растений с целью культивирования их в ботанических садах на коллекционных и экспозиционных участках.

Совету ботанических садов СССР, очередному Международному ботаническому конгрессу и Международному садоводческому конгрессу, по-видимому, следует принять специальное постановление примерно следующего содержания: «Интродукцию редких и исчезающих дикорастущих растений предлагается вести исключительно методом посева семян или различными методами вегетативного размножения надземных частей этих растений».

При организации экспедиций по сбору материала в природных местообитаниях для целей интродукции и селекции надо обязательно учитывать и строго выполнять все постановления о заповеданных растениях, действующие на данной территории, и предписания «Красных книг» всех рангов. Для всех подобных экспедиций должно стать правилом отмечать командировочные удостоверения в Комитетах по охране природы и в ботанических учреждениях региона, обязанных осуществлять контрольные функции. Все предполагаемые объекты сбора при подготовке экспедиций должны быть согласованы с Главным управлением по охране природы МСХ СССР, и на такой сбор (в точно оговоренном количестве) должно быть получено официальное разрешение.

Этика ботаников в самые последние годы стала предметом серьезного обсуждения на страницах специальных научных журналов мира (Скворцов, 1972; Huxley, 1974, и др.), о ней говорится в информационных бюллетенях и листовках МСОП и достаточно убедительно сказано составителями «Красной книги» (1975, с. 13): «прежде всего сами ботаники должны строжайшим образом соблюдать правило о неприкосновенности редких и исчезающих растений». В Положениях о «Красных книгах» следует лаконично и строго сказать и об этике ботаников.

В отношении группы массово уничтожаемых растений, многие из которых еще не относятся к категории очень редких и исчезающих, следует в первую очередь строго запретить частную торговлю этими растениями. С удовлетворением можно отметить принимаемые в этих целях специальные постановления и решения областных, районных и городских Советов народных депутатов (или их исполнительных комитетов). Так, в Крыму такие постановления были приняты еще в 1971 и 1972 гг. (Лукс, Крюкова, 1972), а затем в 1977 г.; в Москве и Московской обл. — в 1976 г.; в Одесской обл. — в 1977 г.; в Ленинграде и Ленинградской обл. — в 1976 и 1977 гг., и т. д. Способствовать охране растений этой группы должна, кроме ученых, еще и широкая общественность. Контроль за строгим выполнением постановлений органов местной Советской власти должен проводиться работниками милиции.

При составлении списков видов, рекомендуемых к включению в региональные «Красные книги» и в «Красную книгу СССР», необходимо

учитывать распоряжения, содержащиеся в различных Постановлениях Совета Министров СССР и Советов Министров союзных республик по вопросам охраны природы. Хотя это и представляется само собой разумеющимся, но, как ни странно, не всегда делается. В «Красной книге СССР» (1978), например, далеко не в полной мере учтены требования, содержащиеся в подписанной в 1974 г. Правительством СССР «Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой исчезновения». В Приложениях к Конвенции среди целого ряда видов флоры СССР, подлежащих особой охране, упомянуты «все орхидеи», «все цикламены», можжевельник высокий и другие растения (Банников, 1976; Лукс и др., 1976; Митрюшкин, Шапошников, 1978, и др.). Однако, в «Красную книгу СССР» включены не все виды орхидей, даже из числа редких и исчезающих, не все виды цикламена, но включен можжевельник высокий. В то же время в одну из региональных «Книг» — в «Красную книгу Украинской ССР», согласно Решению Государственного комитета Совета Министров УССР по охране природы, включены все виды орхидей, растущие в пределах Украины, но почему-то не включен можжевельник высокий, имеющийся во флоре Крыма (Лукс, Привалова, Крюкова, 1976).

Можно назвать еще ряд аналогичных примеров несогласованности между «Красными книгами» разных рангов. Так, в утвержденном «Списке» «Красной книги Украинской ССР» отсутствуют некоторые виды флоры Крыма, включенные в «Красную книгу СССР», например *Anogramma leptophylla* (L.) Link, *Juniperus excelsa* Bieb., *Nectaroscordum dioscoridis* (Sibth. et Smith) Stank., *Ruscus hypoglossum* L., *Crataegus pojarkoviae* Kossych и многие другие виды.[4]

В процессе составления «Красных книг» разных рангов, также как и при последующем дополнении этих «Книг», необходимо строго следить за выполнением правила, заключающегося в том, что предписания вышестоящих по своему рангу «Красных книг» обязательны для нижестоящих. Иначе говоря, виды флоры СССР, включенные в «Красную книгу СССР», должны быть включены и в соответствующие региональные «Красные книги»; виды же, включенные в региональные «Красные книги», совсем не обязательно должны быть в «Красной книге СССР».

Система «Красных книг» охватывает редкие и исчезающие виды во всесоюзном и республиканском масштабах. Однако всегда могут быть такие виды, которые требуют особенно бережного отношения и заповедной охраны на местах (в пределах района, области, края): береза в Крыму является реликтом ледниковой эпохи, сохранилось всего несколько десятков особей, и, конечно, в Крыму она должна быть заповедана.

Многие массово уничтожаемые растения, не являющиеся редкостью и не включенные в «Красные книги», тем не менее должны охраняться на местах. Для Крыма примерами таких видов могут служить декоративные растения — *Pulsatilla taurica*, *Hesperis steveniana*, *Dentaria quinquefolia*; лекарственные — *Valeriana officinalis*, *Inula helenium*, *Helichrysum arenarium* и др.

Общий состав заповеданных видов местной флоры, таким образом, включает в себя виды, помещенные в «Красную книгу СССР», республиканскую «Красную книгу» (если такая региональная «Книга» имеется) и заповеданные решениями местных органов Советской власти. Примером могут служить виды, заповеданные к настоящему времени в Крыму (см. таблицу).

Первые 54 вида растений флоры Крыма были заповеданы в 1971 г. Решением Исполнительного комитета Ялтинского городского Совета депутатов трудящихся (Лукс, Крюкова, 1972). В 1976 г. решением Государственного комитета Совета Министров Украинской ССР по охране при-

---

[4] Кроме этого, в изданной в конце 1979 г. и вышедшей в свет в начале 1980 г. «Красной книге Украинской ССР» оказались почему-то исключенными такие виды, как *Taxus baccata* L., *Pinus pityusa* Stev. (Syn.: *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin), *Juniperus foetidissima* Willd., *Stipa syreistschikowii* P. Smirn., *Arbutus andrachne* L., *Atropa belladonna* L., имеющиеся в «Красной книге СССР» (1978), что также нелогично.

Сводный перечень заповеданных растений флоры Крыма

Вид	Основание заповедности					
	Категории редкости в Крыму (Лукс и др., 1976)	Решение Ялтинского горисполкома (1971 г.)	«Конвенция . . .» (1974 г.)	Утвержденный «Список» видов «Красной книги Украинской ССР» (Решение ГК СМ УССР по охране природы, 1976)	Решение Крымского облисполкома о лекарственных растениях (1977 г.)	«Красная книга СССР» (1978)
Adiantum capillus-veneris L.	2	—	—	+	—	—
Anogramma leptophylla (L.) Link	1	—	—	—	—	+
Botrychium lunaria (L.) Sw.	2	—	—	+	—	—
Equisetum telmateia Ehrh. (Syn.: *E. majus* Gars.) [5]	3*	—	—	(+)	—	—
Taxus baccata L.	3	+	+	(+)	—	+
Pinus pityusa Stev. (Syn.: *P. stankewiczii* (Sukacz.) Fomin)	3	+	+	(+)	—	+
Juniperus excelsa Bieb.	3	+	+	—	—	+
J. foetidissima Willd.	3	—	—	(+)	—	+
J. sabina L.	3	—	—	(+)	—	—
Elytrigia stipifolia (Czern. ex Nevski) Nevski	2	—	—	—	—	+
Stipa borysthenica Klok. ex Prokud. (Syn.: *S. sabulosa* (Pacz.) Sljussarenko)	2	—	—	+	—	—
S. capillata L.	3	—	—	+	—	—
S. lessingiana Trin. et Rupr.	3	—	—	+	—	—
S. lithophila P. Smirn.	3	—	+	+	—	+
S. longifolia Borb.	3	—	—	+	—	—
S. pontica P. Smirn.	3	—	—	(+)	—	—
S. pulcherrima C. Koch	3	—	—	(+)	—	—
S. syreistschikowii P. Smirn. (Syn.: *S. paradoxa* (Junge) P. Smirn.)	2	—	+	(+)	—	+
S. ucrainica P. Smirn.	3	—	—	+	—	—
Zingeria biebersteiniana (Claus) P. Smirn.	2 *	—	—	—	—	+
Triticum monococcum L. ssp. *boeoticum* (Boiss.) A. et D. Löve (Syn.: *T. boeoticum* Boiss., *T. thaoudar* Reut. ex Hausskn.)	1*	—	—	—	—	+
Cladium mariscus (L.) Pohl	1	—	—	+	—	+
Asphodeline lutea (L.) Reichenb.	3	—	—	+	—	—
Convallaria majalis L.	3	+	—	—	+	—
Eremurus tauricus Stev.	2	—	—	+	—	—
E. thiodanthus Juz. (Syn.: *E. spectabilis* auct.)	2	—	—	+	—	—
Nectaroscordum dioscoridis (Sibth. et Smith) Stank.[6]	—	—	—	—	—	+
Ruscus hypoglossum L.	2	+	—	—	—	+
R. ponticus Woronow ex Grossh.[7]	3	+	—	—	—	—
Scilla bifolia L.	3	+	—	—	—	—
S. sibirica Haw.	3	+	—	—	—	—
Tulipa biebersteiniana Schult. et Schult. f.	3	+	—	—	—	—

[5] Здесь и ниже звездочка означает, что аттестация данного вида по категориям степени редкости произведена авторами дополнительно, а знак +, взятый в круглые скобки, — что данный вид исключен из «Красной книги Украинской ССР».

[6] В Крыму произрастает очень близкий эндемичный вид — *Nectaroscordum meliophilum* Juz., который аттестован нами по 2-й категории редкости и также должен считаться включенным в «Красную книгу СССР», если рассматривать вид *N. dioscoridis* в широком понимании.

[7] Заповедан в Крыму (в районе Большой Ялты) с 1 января 1972 г. (Лукс, Крюкова, 1972).

Вид	Основание заповедности					
	Категория редкости в Крыму (Лукс и др., 1976)	Решение Ялтинского горисполкома (1971 г.)	«Конвенция . . .» (1974 г.)	Утвержденный «Список» видов «Красной книги Украинской ССР» (Решение ГК СМ УССР по охране природы, 1976)	Решение Крымского облисполкома о лекарственных растениях (1977 г.)	«Красная книга СССР» (1978)
T. biflora Pall. s. l. (Syn.: *T. koktebelica* Junge) [8]	3	+	—	—	—	—
T. callieri Halácsy et Levier	1	+	—	+	—	+
T. monticola E. Wulf	3	+	—	—	—	—
T. schrenkii Regel	3	+	—	+	—	—
Galanthus plicatus Bieb.	3	+	—	—	—	—
Leucojum aestivum L.	1	—	—	(+)	—	—
Sternbergia colchiciflora Waldst. et Kit.	1	—	—	+	—	—
Crocus pallasii Goldb.	3	+	—	—	—	—
C. speciosus Bieb.	3	+	—	+	—	—
C. angustifolius Weston (Syn.: *C. susianus* Ker-Gawl.)	3	+	—	+	—	+
C. tauricus (Trautv.) Puring	3	+	—	—	—	—
Anacamptis pyramidalis (L.) Rich.	3	+	+	+	+	+
Cephalanthera damasonium (Mill.) Druce	3	—	+	+	+	+
C. longifolia (L.) Fritsch	3	—	+	+	+	+
C. rubra (L.) Rich.	3	—	+	+	+	+
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	2	—	+	+	+	—
Corallorhiza trifida Chatel.	2	—	+	+	+	—
Comperia comperiana (Stev.) Aschers. et Graebn.	3	+	+	+	+	+
Cypripedium calceolus L.	1	+	+	+	+	+
Dactylorhiza iberica (Bieb. ex Willd.) Soó (Syn.: *Orchis iberica* Bieb. ex Willd.)	2	—	+	+	+	—
D. incarnata (L.) Soó (Syn.: *O. incarnata* L.)	2	—	+	+	+	—
D. romana (Seb. et Mauri) Soó (Syn.: *O. romana* Seb. et Mauri)	3	+	+	+	+	—
Epipactis helleborine (L.) Crantz	3	—	+	+	+	—
E. microphylla (Ehrh.) Sw.	2	—	+	+	+	—
E. palustris (L.) Crantz	2	—	+	+	+	—
Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw.	2	—	+	+	+	+
Goodyera repens (L.) R. Br.	2	—	+	+	+	—
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.	3	+	+	+	+	—
Himantoglossum caprinum (Bieb.) C. Koch	2	+	+	+	+	+
Limodorum abortivum (L.) Sw.	3	+	+	+	+	+
Listera ovata (L.) R. Br.	2	—	+	+	+	—
Neottia nidus-avis (L.) Rich.	2	—	+	+	+	—
Ophrys apifera Huds.	1	+	+	+	+	+
O. oestrifera Bieb.	2	+	+	+	+	+
O. taurica (Agg.) Nevski	2	+	+	+	+	+
Orchis coriophora L.	3	+	+	+	+	—
O. mascula (L.) L.	3	+	+	+	+	—
O. militaris L.	1	—	+	+	+	+
O. morio L.	3	+	+	+	+	+
O. pallens L.	2	+	+	+	+	—
O. palustris Jacq.	2	—	+	+	+	—

[8] Латинское название вида дано здесь согласно новейшим данным (Мордак, 1975; Крюкова, Лукс, 1978).

Вид	Основание заповедности					
	Категория редкости в Крыму (Лукс и др., 1976)	Решение Ялтинского горисполкома (1971 г.)	«Конвенция . . .» (1974 г.)	Утвержденный «Список» видов «Красной книги Украинской ССР» (Решение ГК СМ УССР по охране природы, 1976)	Решение Крымского облисполкома о лекарственных растениях (1977 г.)	«Красная книга СССР» (1978)
O. picta Loisel.	3	+	+	+	+	—
O. provincialis Balb.	2	+	+	+	+	+
O. punctulata Stev. ex Lindl.	2	—	+	+	+	+
O. purpurea Huds.	3	+	+	+	+	+
O. simia Lam.	3	+	+	+	+	—
O. tridentata Scop.	3	+	+	+	+	—
Platanthera chlorantha (Cust.) Reichenb.	3	—	+	+	+	—
Steveniella satyrioides (Stev.) Schlechter	2	—	+	+	+	+
Traunsteinera globosa (L.) Reichenb.	2	—	+	+	+	+
Cerastium biebersteinii DC.	3	—	—	—	—	+
Adonis vernalis L.	3	+	—	—	+	—
Delphinium fissum Waldst. et Kit. (Syn.: *D. pallasii* Nevski) [9]	3*	—	—	—	—	+
Pulsatilla taurica Juz.	3	+	—	—	—	—
Paeonia biebersteiniana Rupr.	3	+	—	(+)	—	—
P. lithophila Kotov	3	+	—	(+)	—	—
P. tenuifolia L.	3	+	—	+	—	—
P. triternata Pall. ex DC.	3	+	—	+	—	—
Glaucium flavum Crantz	3*	—	—	—	—	+
Arabis caucasica Schlecht.	3	+	—	—	—	—
Dentaria quinquefolia Bieb.	3	+	—	—	—	—
Hesperis pycnotricha Borb. et Degen	3	+	—	—	—	—
H. steveniana DC.	3	+	—	—	—	—
Lepidium turczaninowii Lipsky	2*	—	—	—	—	+
Crataegus pojarkoviae Kossych (Syn.: *C. laciniata* ssp. *pojarkoviae* (Kossych) Franco)	2	—	—	—	—	+
C. tournefortii Griseb.	2*	—	—	—	—	+
Calophaca wolgarica (L. f.) Fisch.	2	—	—	+	—	+
Glycirrhiza glabra L.	3	—	—	—	+	—
Pistacia mutica Fisch. et Mey.	3	+	—	+	—	—
Euonymus nana Bieb.	2	—	+	+	—	+
Viola oreades Bieb.	3	+	—	—	—	—
Cachrys alpina Bieb.	3	—	—	+	—	+
Arbutus andrachne L.	3	+	+	(+)	—	+
Cyclamen kuznetzovii Kotov et Czernova	3	+	+	+	+	+
Primula macrocalyx Bunge	3	+	—	—	+	—
P. vulgaris Huds.	3	+	—	—	—	—
Gentiana cruciata L.	3*	—	—	(+)	—	—
Onosma polyphyllum Ledeb.	3*	—	—	—	—	+
Salvia sclarea L.	3	—	—	—	+	—
Atropa belladonna L.	3	—	—	(+)	+	+
Cymbochasma borysthenica (Pall. ex Schlecht.) Klok. et Zoz	2	—	—	+	—	+
Globularia trichosantha Fisch. et Mey.	2*	—	—	—	—	+
Valeriana officinalis L.	2*	+	—	—	+	—
V. tuberosa L.	2*	—	—	—	+	—

[9] В Крыму этот вид встречается довольно часто («Определитель высших растений Крыма», 1972).

Вид	Основание заповедности					
	Категория редкости в Крыму (Лукс и др., 1976)	Решение Ялтинского горисполкома (1971 г.)	«Конвенция . . .» (1974)	Утвержденный «Список» видов «Красной книги Украинской ССР» (Решение ГК СМ УССР по охране природы, 1976)	Решение Крымского облисполкома о лекарственных растениях (1977 г.)	«Красная книга СССР» (1978)
Bryonia alba L.	3	—	—	—	+	—
Artemisia santonica L. f. *citralifera* N. Rubtz.	2	—	—	—	+	—
Centaurea talievii Kleop.	2	—	—	—	—	+
Helichrysum arenarium (L.) Moench	3*	—	—	—	+	—
H. graveolens (Bieb.) Sweet	3*	—	—	—	+	—
Inula helenium L.	3	—	—	—	+	—
Lagoseris purpurea (Willd.) Boiss.	2	—	—	—	—	+
Chamomilla recutita (L.) Rauschert (Syn.: *Matricaria recutita* L., *M. chamonilla* auct.)	3	—	—	—	+	—

роды был утвержден «Список редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений, занесенных в «Красную книгу Украинской ССР». В 1977 г. Решением Исполнительного комитета Крымского областного Совета депутатов трудящихся были запрещены частная торговля всеми дикорастущими лекарственными растениями, массовый сбор некоторых из них и рекомендовано их культивирование. Наконец, недавно опубликованная «Красная книга СССР» (1978) существенно дополнила общий перечень видов растений, заповеданных в Крыму.

На основании всех перечисленных выше официальных документов авторами и был составлен сводный перечень заповеданных растений флоры Крыма (см. таблицу). Перечень составлен по системе А. Энглера. Латинские названия видов даны по «Определителю высших растений Крыма» (1972), названия части видов сем. *Orchidaceae* — по R. Soó (1960) и по J. Landwehr (1977). Учитывая изменения, внесенные в «Красную книгу УССР», о которых частично уже говорилось выше, общее число видов, заповеданных в Крыму, составляет теперь 118 вместо 124, упоминаемых в таблице.

Среди изъятых из «Красной книги УССР» видов, к сожалению, оказались виды, являющиеся в Крыму редкими и уничтожаемыми. Так, например, *Leucojum aestivum* — очень редкий и одновременно интенсивно уничтожаемый вид (категория 1), *Juniperus sabina*, *Stipa pontica* и *S. pulcherrima* — не редкие, но сокращающиеся и уничтожаемые (категория 3). Поскольку эти виды, как следует из таблицы, не упомянуты ни в каком другом официальном документе, кроме утвержденного «Списка» (1976) видов, они, таким образом, выпадают из числа видов, заповеданных в Крыму. Если в отношении изъятия из «Красной книги Украинской ССР» и соответственно из числа заповеданных в Крыму двух других видов (*Equisetum telmateia* и *Gentiana cruciata* — категория 3) вряд ли могут возникнуть возражения (Лукс, Привалова, Крюкова, 1976, с. 20), то допускать беззащитность в Крыму указанных выше четырех видов никоим образом нельзя. Авторы считают необходимым просить Крымскую инспекцию Госкомитета СМ УССР по охране природы войти с ходатайством в Исполнительный комитет Крымского областного совета народных депутатов о заповедании на территории Крыма *Juniperus sabina*, *Leucojum aestivum*, *Stipa pontica*, *S. pulcherrima*.

В настоящее время после выхода в свет «Красной книги СССР» (1978), первых региональных, «Красных книг» союзных республик («Красная книга Украинской ССР», 1979, и др.) и пополнения очередными томами международной «Красной книги» представляется совершенно очевидным, что неотложной и почетной обязанностью ботаников всех республик, краев и областей СССР является составление сводных общих списков всех официально заповеданных видов местной флоры — своеобразных местных «Красных книг». Тем самым в Советском Союзе будет создана единая действенная система заповедности растений, находящихся в опасности.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г. (1976). Предисловие к русскому изданию. В кн.: Фишер Д., Н. Саймон, Д. Винсент. Красная книга. Дикая природа в опасности. Перевод с англ. М. — Биркмане К. Я., Л. В. Табака. (1974). Охраняемые виды растений Латвийской ССР. Рига. — Воробьев Д. П. (1969). Редкие виды во флоре Приморья и Приамурья. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. К 100-летию со дня рождения акад. В. Л. Комарова (1869—1969). Владивосток. — Галушко А. И. (1966). Виды кабардино-балкарской флоры, подлежащие охране. В кн.: Природа Кабардино-Балкарии и ее охрана, I. Нальчик. — Денисова Л. В. (1976). Рекомендации по охране редких и исчезающих растений СССР. М. — Жирнов Л. В., А. А. Винокуров, В. А. Бычков. (1975). Редкие млекопитающие, птицы и их охрана в СССР. Обзорная информация. М. — Камышев Н. С. (1973). Список эндемичных и редких растений Центрального Черноземья, подлежащих охране. В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Центрально-Черноземной полосы. Воронеж. — Котов М. И. (1962). Редкие, эндемичные и исчезающие виды растений УССР и необходимость их охраны. Охрана природы и заповедное дело в СССР, 7. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л. — Красная книга СССР. Книга редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных и растений. (1978). М. — Крюкова И. В., Ю. А. Лукс. (1978). Новые данные о *Tulipa biflora* Pall. в Крыму. Бот. ж., 63, 5. — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова. (1972). К вопросу об охране редких и ценных растений флоры Крыма. Бот. ж., 57, 3. — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова. (1979). *Рец.* Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 1978. Бот. ж., 64, 12. — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова, Л. А. Привалова (1975). Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. Бюл. Никитск. бот. сада, 3 (28). — Лукс Ю. А., Л. А. Привалова, И. В. Крюкова. (1975). Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны. Ялта.— Лукс. Ю. А., Л. А. Привалова, И. В. Крюкова. (1976). Каталог редких, исчезающих и уничтожаемых растений флоры Крыма, рекомендуемых для заповедной охраны, 2-е изд., испр. и доп. Ялта.— Митрюшкин К. П., Л. К. Шапошников. (1978). Прогресс и природа М. — Мордак Е. В. (1975). О крымских тюльпанах *Tulipa callieri* Halácsy et Levier и *T. koktebelica* Junge. Нов. сист. высш. раст., 12. — Определитель высших растений Крыма. (1972). Под ред. Н. И. Рубцова. Л. — Резолюции, представленные на заключительное пленарное заседание XII Международного ботанического конгресса 10 июля 1975 (1975). Л. — Резолюция совещания по вопросам организации охраны ботанических объектов. (1968). Л. — Решения сессии Совета ботанических садов СССР, состоявшейся 11—13 марта 1974 г. в г. Москве. (1975). Бюл. Гл. бот. сада, 95. — Скворцов А. К. (1972). Кодекс поведения в отношении диких растений. Природа, 2. — Цицин Н. В., П. И. Лапин. (1973). Интродукция растений природной флоры — ведущая задача ботанических садов СССР. Бюл. Всес. инст. растениевод., 35. — Чопик В. І. (1970). Рідкісні рослини України. Київ. — Чопик В. И. (1978). Редкие и исчезающие растения Украины. Справочник. Киев. — Ayensu E. S. (1978). The U. S. Red Data Book. Garden, Sept./Oct., 2, 5. — Huxley A. (1974). The ethics of plants collecting. J. R. Hortic. Soc., 99, 6. — Landwehr J. (1977). Wilde orchideeën van Europa, 1—2. Nederland, Graveland. — List of rare, threatened and endemic plants for the countries of Europe. (1976). Kew. — List of rare, threatened and endemic plants in Europe. (1977). Nature and Environment Series, 14. Strasbourg. — Lucas G., H. Synge. (1978). The IUCN Plant Red Data Book. IUCN, Morges. — Soó R. (1960). Nomina nova Generis *Dactylorhiza*. Ann. Univ. Sci. Budapest., Sect. Biol., 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Никитский государственный ботанический сад,
Ялта.

Получено 22 II 1979.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

ВОПРОСЫ ФИТОЦЕНОЛОГИИ И ЛУГОВЕДЕНИЯ В КНИГАХ ПО ЛУГОВОДСТВУ, ВЫПУЩЕННЫХ ИЗДАТЕЛЬСТВАМИ «КОЛОС» И РОССЕЛЬХОЗИЗДАТ В 1976—1978 гг.

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). PROBLEMS IN PHYTOCOENOLOGY AND MEADOW SCIENCE IN THE BOOKS ON THE MEADOWCULTURE ISSUED BY THE PUBLISHING HOUSES «KOLOS» AND ROSSELKHOZYZDAT IN 1976—1978

Луговодство как наука о создании, использовании и улучшении сенокосов и пастбищ опирается на биологические дисциплины (фитоценологию, луговедение, биоморфологию, физиологию растений и т. д.) и, естественно, рассматривает данные этих наук под углом решения практических задач. В связи с этим представляет интерес выяснить, в какой степени авторы монографий по луговодству используют современные данные этих наук, в первую очередь относящихся к луговедению и фитоценологии. В этом обзоре мы рассмотрим некоторые издания, выпущенные издательствами «Колос» и Россельхозиздат (1976—1978). Следует сразу оговориться, что в данном случае анализируется сравнительно небольшое число книг, которые нам кажутся наиболее важными изданиями. Указанные издательства выпускают много изданий по луговодству, например в течение 1976—1978 гг. вышло около тридцати различных книг и брошюр, в той или иной степени связанных с проблемами луговодства. Мы рассмотрим следующие издания.

А. П. Мовсисянц. Использование сеяных и естественных пастбищ. «Колос», М., 1976, 272 с. — монография, хотя и не имеющая специальных глав фитоценологической направленности, но от первой и до последней строки пронизанная идеями современной экологии и фитоценологии.

Сенокосы и пастбища Нечерноземья. Россельхозиздат, 1976, М., 158 с. — коллективная монография (авторы А. В. Андреев, Н. М. Ахламова, В. Г. Игловиков, Н. С. Конюшков, А. А. Кутузова, Т. И. Коротков, Л. П. Синьковский), посвященная широкому кругу вопросов луговодства в Нечерноземье.

Корма. Справочная книга. «Колос», М., 1977, 367 с., ред. М. А. Смурыгин, составители В. Н. Киреев, В. В. Щеглов, В. Г. Игловиков, Н. С. Конюшков, А. П. Мовсисянц и др.; в авторском коллективе свыше 25 человек. Издание во многом уникальное по широте охвата вопроса, компактности изложения и четкости структуры.

Н. Г. Андреев, В. А. Тюльдюков. Теория и практика луговодства. Россельхозиздат, М., 1977, 271 с. — это наиболее интересное для нашего обзора издание, так как авторы широко используют принципы фитоценологии для разработки практических рекомендаций луговодства.

Л. Ю. Каджюлис. Выращивание многолетних трав на корм. «Колос», Л., 1977, 216 с. — наиболее полная за последние годы сводка по всем вопросам лугового травосеяния.

Ф. И. Янсонс. Многолетние травы в северо-западной зоне. «Колос», Л., 1978, 216 с. — книга во многом аналогична монографии Л. Ю. Каджюлиса, но посвящена полевому травосеянию в рамках севооборота и в отношении фитоценологии содержит наиболее интересные моменты при

обсуждении роли покровной культуры для создания травостоя сеяного луга.

В задачу нашего краткого обзора не входит рассмотрение вопросов агротехники, организации сенокошения, пастбищеоборотов, системы полива и удобрений, биохимической характеристики кормов и т. д. Однако нельзя не отметить, что публикуемые рекомендации очень конкретны и опираются на значительный экспериментальный материал, характеризующий опыт научных учреждений, передовых колхозов и совхозов. Мы обсудим лишь те вопросы, которые являются стыковыми с фитоценологией и луговедением, а именно:

1) использование общих концепций экологии и фитоценологии;

2) типология и характеристика категорий сенокосов и пастбищ разных природных зон.

Кроме того, кратко коснемся фитоценологического подхода при решении вопроса о составе травосмесей и эколого-биологической и географической характеристики естественных и культурных растений сенокосов и пастбищ.

В общетеоретическом плане наибольший интерес представляет книга Н. Г. Андреева и В. А. Тюльдюкова, где имеется специальная глава «Основные теоретические положения луговодства», первый раздел назван «Фитоценозы, их состав, структура, изменения, взаимоотношения между растениями», второй — «Биоэкологические особенности луговой растительности» и третий — «Водный и пищевой режим сенокосов и пастбищ». Основные мероприятия по созданию культурных пастбищ рассмотрены в главе, название которой также подчеркивает стремление авторов использовать опыт фитоценологии, — «Создание пастбищных агрофитоценозов». Это делает целесообразным более подробно обсудить фитоценологические воззрения Н. Г. Андреева и В. А. Тюльдюкова. В разделе о фитоценозах авторы рассматривают достаточно широкий и исчерпывающий круг вопросов. Они открывают его определением фитоценоза по В. Н. Сукачеву, далее пишут о том, что совокупность фитоценозов на определенной большой территории составляет ее растительность или растительный покров, рассматривают факторы видового разнообразия луговых фитоценозов (флора, условия местопроизрастания, использование человеком, возраст). Авторы справедливо указывают на роль ценобиотических отношений, на разнокачественность доминантов (различаются устойчивые абсолютные доминанты, ежегодно превосходящие по массе все остальные компоненты сообщества, и эпизодические доминанты, флуктуирующие по массе, — абсолютные, первого и второго ранга). Авторы используют понятие объема среды (эквивалент понятию «экологическая ниша»), обсуждают основные типы взаимоотношений растений в сообществах (мутуализм, комменсализм, паразитизм, конкуренция), говорят о прямых и косвенных взаимовлияниях популяций, по Сукачеву, характеризуют возможные соотношения интенсивности внутривидовой и межвидовой конкуренции. Реалистически оценивается роль аллелопатии, вклад которой в фитоценотические отношения, естественно, много ниже конкуренции. Интересно положение авторов о влиянии человека на сезонную изменчивость луговых сообществ (об этом нередко забывают). Предлагается в зависимости от числа отчуждений надземной массы при сенокошении или выпасе говорить о двух-, трех- и т. д. фазных ритмах сезонного развития. В заключение раздела авторы кратко касаются понятий «флуктуация» и «сукцессия».

В целом квалифицированное, компактное и целенаправленное обсуждение основ фитоценологии нельзя не приветствовать, но вызывает некоторое удивление полное отсутствие ссылок на работы Т. А. Работнова, хотя в список литературы включена его монография «Луговедение» (1974), между тем в главе ощущается несомненное влияние идей этого крупнейшего советского луговеда. Нет ссылок и на работы других теоретиков-геоботаников, это затрудняет оценку читателем того оригинального вклада, который внесли в луговедение авторы монографии. Ссылки хотя бы на основополагающие работы Т. А. Работнова (1974) и Ю. Одума (1975)

во многом помогли бы читателю, особенно мало знакомому с фитоценологией и экологией, углубить свои представления и пойти дальше того краткого обзора, который дан авторами книги.

А. П. Мовсисянц, как уже отмечалось, не включил в книгу специальной общетеоретической главы, однако он дает образец экологического анализа значения такого фактора, как выпас скота, для жизни луговых экосистем и от широких теоретических посылок (в числе этих посылок оказываются даже чисто этологические сведения о вкусах животных и их привычках) приходит к конкретным рекомендациям о типах пастбищеоборота и системе использования пастбищных травостоев. В отличие от Н. Г. Андреева и В. А. Тюльдюкова А. П. Мовсисянц широко ссылается на отечественных и зарубежных авторов (это характерно и для рассматриваемых ниже монографий Л. Ю. Каджюлиса и Ф. И. Янсонса). В частности, он приводит очень полезную и интересную схему влияния выпаса на компоненты экосистемы пастбища Л. Бауэра и Х. Вайнитчке, цитирует работы о пастбищной дигрессии И. К. Пачоского, Г. Н. Высоцкого, Б. А. Келлера, Е. М. Лавренко, И. В. Ларина, Н. Т. Нечаевой и др. Таким образом, А. П. Мовсисянц удачно использует наиболее важные для практики выводы фитоценологов, целенаправленно развиваемые далее луговодами и специалистами по пастбищному хозяйству. Нельзя не вспомнить, что прекрасные образцы такой «эстафетной» стратегии давал в своих трудах классик советского луговодства И. В. Ларин (1956 и мн. др.)

Типология естественных кормовых угодий является важнейшим элементом оценки их продуктивности, качества корма и разработки системы мероприятий использования. Наиболее развитым вариантом хозяйственной типологии в настоящее время является типология Всесоюзного института кормов (Цаценкин, 1974), которая доведена до уровня подклассов и, несмотря на ряд частных недостатков, позволяет дифференцированно оценивать естественные кормовые угодья разных районов страны. По этому вопросу данные содержатся в справочнике «Корма», в книге «Сенокосы и пастбища Нечерноземья» и уже цитированной монографии Н. Г. Андреева и В. А. Тюльдюкова.

В «Кормах», пожалуй, описание природных пастбищ (если учесть крайний лаконизм, вытекающий из особенностей справочника) выполнено наиболее квалифицированно. Раздел разбит на ряд небольших статей, посвященных пастбищам для оленей, пастбищам по суходольным лугам, низинным мелкотравным пастбищам, лесостепным и степным, полупустынным, пустынным, горным, альпийским, пойменным пастбищам, пастбищам побочного пользования (лесным) и пастбищам на болотах. Для каждой категории пастбищ указаны условия почв, рельефа и основные растения. Имеются также данные о продуктивности и характере пастбищного корма.

В монографии Н. Г. Андреева и В. А. Тюльдюкова глава «Краткая зональная характеристика природных кормовых угодий» занимает 10 страниц, причем авторы открывают ее весьма поверхностным обсуждением уже вполне решенного Т. А. Работновым вопроса, что считать лугом (вновь мы сталкиваемся с отсутствием ссылок на «Луговедение» этого автора, не говоря уже о ранее публиковавшихся на эту тему специальных статьях). Далее авторы характеризуют луга разных природных зон, причем делают это весьма небрежно, сплошь и рядом указывая не виды, а роды, хотя многие из перечисленных родов имеют в своем составе виды разной экологии и разной географии. Так, для условий тундры указано: «Из травянистых видов произрастают злаковые (вейник, мятлик, овсяницы), разнотравье, а на пониженных избыточно увлажненных местообитаниях — осоки, пушица и др.» (с. 6—7). Еще лаконичнее охарактеризована лесная зона: «В зоне произрастают многочисленные виды трав и разнотравья» (какова разница между травами и разнотравьем и как эти понятия могут быть противопоставлены, авторы не указывают). Для нормальных суходолов лесной зоны указаны клевер и лапчатка, для низинных лугов той же зоны — осока. Характеризуя лиманные луга, авторы пишут, что там рас-

пространены злаки, разнотравье, осоки, тростник (как можно противопоставлять злаки и тростник, тоже неясно). Такого рода небрежности попадаются на каждой странице.

Аналогичная ситуация характерна для коллективной монографии «Сенокосы и пастбища Нечерноземья», где рядом с весьма «научными» заключениями, такими, как «для тундрового типа растительности характерно сложное сочетание различных генетических групп растений, приспособленных к короткому прохладному вегетационному периоду и низким температурам почвы» (с. 58) и конкретными указаниями на то, что в этой зоне на хорошо дренированных местообитаниях распространены кассиоповые и кассиопово-дриадовые тундры, встречаются те же небрежности, какие были отмечены для книг Андреева и Тюльдюкова. Так, характеризуя арктические тундры, авторы указывают остролодочник, хотя догадаться, какой вид этого обширного рода имеется в виду, довольно трудно. При характеристике южной таежной подзоны указаны в качестве характерных растений полевицы (какие?), а как синоним нивяника приводится. . . ромашка (!). Лесостепной зоне почему-то особенно «не повезло»: вместо характеристики сенокосов и пастбищ авторы дали. . . краткое описание восточноевропейских дубрав. Среди других авторов только А. П. Мовсисянц оказался безупречно корректным в обращении с флорой, нигде не упоминая родов без видов (за исключением случаев, когда род представлен одним видом). Приводимая им табл. 9 «Типы пастбищ и поедаемость растений травоядными животными» служит тому хорошей иллюстрацией.

По всей вероятности, недостаточная геоботаническая эрудиция авторов — основная причина недостатков, отмеченных нами в рецензируемых работах (исключая работу А. П. Мовсисянца). Виной тому — распространившаяся в последнее время тенденция называть типы угодий разнотравно-разнозлаковыми и разнотравно-осоковыми вместо того, чтобы названиями подчеркивать экологическую специфику, характер наиболее распространенных доминантов и основные индикаторные виды. Рецензенту представляется, что для всех случаев было бы полезно составить всего по одной таблице, где показать амплитуду распространения хозяйственно важных видов по природным зонам или подзонам.

В вопросе о составе травосмесей все авторы придерживаются более или менее единой точки зрения, хотя наиболее полно ее выражает в своей книге Л. Ю. Каджюлис. Все склонны считать, что травосмеси не должны быть сложными (от 2 до 5 компонентов не более), что они должны быть злаково-бобовыми. Наконец, все авторы признают, что пока еще общепринятой теории составления травосмесей по существу нет и подбор компонентов проводится более или менее эмпирически. Н. Г. Андреев и В. А. Тюльдюков справедливо отмечают причину неудачи с травосмесями вследствие того, что «не раскрыт характер взаимоотношения отдельных видов трав в процессе питания» (с. 68). В то же время некоторые сочетания оказываются удачными. Так, высеваемая в Прибалтике и других районах Нечерноземья травосмесь тимофеевки луговой и клевера красного, как показывает Ф. И. Янсонс (1978), прошла испытание уже вековым опытом.

В разработке теории травосмеси лежит одна из основных «точек роста» проблематики современного луговодства, так как несовместимость видов трав вызывает колоссальные потери семенного материала и удорожает стоимость сена за счет сокращения срока службы травосмесей. Решение этой проблемы должно опираться на многосторонний анализ биоморфологических и физиологических особенностей трав. Не последнюю роль в этом отношении сыграет и математическое моделирование, которое позволит без дорогостоящего и трудоемкого эксперимента проигрывать разные ситуации на моделях. Весь вопрос лишь в том, чтобы вскрыть все необходимые параметры каждого сорта, которые должны быть введены в модель в качестве исходного материала.

Последний вопрос — эколого-биологическая и географическая характеристики видов трав в рассматриваемых изданиях выглядит наиболее бла-

гополучным. Н. Г. Андреев и В. А. Тюльдюков предпослали обзору основных видов квалифицированное рассмотрение биологических и экологических типов луговых растений. В этой работе, как и в монографиях Л. Ю. Каджюлиса и Ф. И. Янсонса, рассмотрение хозяйственно ценных и введенных в культуру видов дано на уровне сорта. Несколько удивляет тем не менее, что под заголовком «Ведущие растения культурных сенокосов и пастбищ» Н. Г. Андреев и В. А. Тюльдюков поместили также и щучку дернистую. Уж если этот вид стал ведущим, то вряд ли такое угодье можно рассматривать как пример культурного пастбища!

Из рецензируемых книг четыре выпущены издательством «Колос» и две — Россельхозиздатом. Последнему издательству нельзя не высказать пожелания более тщательного редактирования. Нередко в тексте встречаются выражения, которые явно были искажены редактором и не могли принадлежать авторам. Так, например, в книге Н. Г. Андреева и В. А. Тюльдюкова на стр. 76 есть фраза, которую иначе как абракадаброй и не назовешь: «Неспособность некоторых видов трав образовывать достаточно распространенные подземные органы влияет на сукцессию и состав растительных сообществ».

Заканчивая обзор, который, как мы указывали, имел целью обсуждение лишь сопряженных с фитоценологией вопросов, остается подчеркнуть, что отмеченные недостатки во многом связаны со слабостью союза геоботаников и луговодов и с наметившейся тенденцией сосуществования двух автономных наук — университетско-академической и сельскохозяйственной. В последнем повинны обе стороны, но совершенно очевидно, что такая автономия не отвечает задачам времени.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Н. Г., В. А. Тюльдюков. (1977). Теория и практика луговодства. М. — Каджюлис Л. Ю. (1977). Выращивание многолетних трав на корм. Л. — Корма. Справочная книга. (1977). М. — Ларин И. В. (1956). Луговодство и пастбищное хозяйство. М. — Мовсисянц А. П. (1976). Использование сеяных и естественных пастбищ. М. — Ю. Одум. (1975). Основы экологии. М. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. М. — Сенокосы и пастбища Нечерноземья. (1976). М. — Цаценкин И. А. (1974). Геоботаническое изучение пастбищ и сенокосов СССР и их классификация. В кн.: Пастбища и сенокосы СССР. М. — Янсонс Ф. И. (1978). Многолетние травы в северо-западной зоне. Л.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 6 V 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 631.552+6333.2.033 : 627.15

К. А. Куркин, Н. П. Крылова. Приемы улучшения и использования сенокосов и пастбищ в поймах рек. М., ВНИИИТЭИСХ, 1978, 101 с. Ц. 28 к. Тираж 2130

E. P. MATVEYEVA. *K. A. KURKIN, N. P. KRYLOVA.* METHODS OF IMPROVEMENT AND EXPLOITATION OF GRASS LANDS AND PASTURES OF THE RIVERS FLOOD PLAINS. 1978

Рецензируемая небольшая книжка должна привлечь внимание луговедов-геоботаников, занимающихся изучением кормовых угодий в долинах рек. Написана она высококвалифицированными специалистами, не шаблонно и содержит богатую современную информацию.

Во «Введении» (с. 3—4) сообщается, что поймы рек земного шара составляют 3% площади суши, однако они производят более 12% органического вещества, продуцируемого наземной растительностью. В СССР

поймы рек занимают [illegible]% общей площади сенокосов и пастбищ, но на них ежегодно заготавливается 50% всего сена. И не случайно лучшие отечественные породы молочного крупного рогатого скота выведены в припойменных районах (на Северной Двине, Печоре, Вятке, Волге, Оке и др.).

Пойменные земли плодороднее водораздельных, и поэтому их мелиорация и освоение экономически более выгодны.

В следующем разделе «Особенности пойменных геосистем» (с. 4—7) отмечается неуклонное сокращение площади пойменных сенокосов с 9.7 млн. га в 1968 г. до 4.2 млн. га к 1970. Значительная часть их затоплена водохранилищами ГЭС или распахана.

Наибольшие площади пойменных сенокосов находятся в РСФСР — 4189, в Казахстане — 2126 и на Украине — 566 тыс. га.

К приведенным цифрам площади пойменных лугов некоторых республик стоило бы добавить их и по Белоруссии, где они занимают 772.8 тыс. га (Романюк, 1979), т. е. больше, чем на Украине.

По природным зонам пойменные луга также распределены неравномерно. В тундровой зоне они занимают 15% общей площади пойменных лугов СССР, в лесной — 30%, в лесостепной и степной — около 30%, в полупустынной и пустынной — 10 и 15% соответственно. Особенно велики площади пойм рек, впадающих в северные моря (75% общей площади). Далее приведены сведения по поймам некоторых рек СССР. Отмечается, что в Западной Европе площадь пойм невелика. В зоне тропических саванн, в расширении долины р. Белый Нил расположен крупнейший пойменный массив травянистой растительности (около 15 млн. га).

Отмечаются значительное сходство пойменной луговой растительности разных зон (интразональность), широкое распространение таких формаций, как тростниковидно-канареечниковая, ползучепырейная, безостокостровая, луговолисохвостная, остроосоковая и др. В тундровой зоне появляются специфичные луга из арктофиллы, для пустынной зоны и зоны полусаванн характерна тугайная травянистая растительность с высокорослыми злаками (из них авторы называют тростник без указания латинского обозначения). Следует заметить, что, кроме широко распространенного тростника обыкновенного *Phragmites communis* Trin., в пустынной зоне СССР большие площади (например, в пойме р. Амударьи) занимают сахарный тростник *Saccharum spontaneum* L., а также эриантус *Erianthus purpurascens* Anderss.

Авторы отмечают высокую продуктивность природной пойменной растительности и кормовые достоинства травостоев и необходимость сохранения пойменных площадей под кормовыми угодьями постоянного использования. Убедительно показана нецелесообразность распахивания пойменных земель под однолетние и краткосрочные культуры, ведущего к эрозии почв и потере плодородных участков пойм.

Третий раздел (с. 7—14) «Экологические особенности пойм» освещает особенности паводков рек в разных районах СССР и Европы, поемность и аллювиальность, гидрологический режим, почвенное плодородие, поймоустойчивость луговых трав.

Четвертый раздел (с. 14—22) назван «Классификация пойменных лугов». Исходя из динамичности экологических условий пойм и вследствие этого из изменчивости травянистых сообществ, авторы считают, что классификация должна выделять устойчивые во времени типы лугов. Далее кратко рассматриваются достоинства и недостатки традиционных направлений классификации — топологического и ботанического. Делается правильное заключение о том, что «необходим синтез ботанических классификаций с топологическими и почвенными» (с. 17). Перспективным для пойм авторы считают ландшафтно-биогеоценотический подход к классификации. Однако, по мнению авторов, он нуждается в укрупнении выделяемых единиц, так как в поймах они нередко оказываются слишком мелкоконтурными и неудобными с точки зрения разработки мероприятий по мелиорации, улучшению и использованию. Приводится классификация «типов луговых массивов» (с. 19), разработанная для окской поймы. И далее

(с. 20) сказано, что данная классификация стала основой для обобщения опыта рационального освоения пойменных земель. Нельзя не согласиться с авторами, что для решения частных задач освоения пойменных земель приведенная типология луговых комплексов может быть принята, но следует отметить, что она не имеет ничего общего с классификацией всего многообразия растительных сообществ в поймах рек и вне их и не может заменить ее. Классификация лугов прежде всего должна наиболее правильно отобразить и систематизировать все разнообразие луговых сообществ, видовой состав, структура, продуктивность и качество которых определяют их значимость как сенокосов и пастбищ. К тому же сами растительные сообщества (особенно в поймах) являются достаточно хорошими индикаторами комплекса экологических условий. Предложенная же «классификация» авторов этой информации не несет. Она имеет ограниченное значение для разработки обобщенных мероприятий по улучшению, эксплуатации и особенно коренной переделке выродившихся лугов, природный травостой которых заменяется сеяными травами. При поверхностном же улучшении и рациональном использовании природных травостоев необходимо знать о них очень многое и в первую очередь все разнообразие видов растений, их соотношение, жизненность, чтобы правильно решать вопрос о мерах улучшения и использования.

Далее (с. 22—64) квалифицированно рассматриваются вопросы мелиорации (осушение, орошение, лесомелиорация, культуртехнические работы), коренного и поверхностного улучшения, подбора травосмесей, сроков и способов посева трав, использования пойменных лугов (сенокосное и пастбищное), семеноводства трав.

В конце книги (с. 64—68) даны резюме на русском, английском и немецком языках, что позволит познакомиться с ее содержанием не только советским ученым, но и широкому кругу зарубежных коллег.

Большой интерес представляет обширный список литературы (с. 68—99), содержащий 614 наименований, в том числе 45 работ иностранных авторов. В нем читатель найдет основные публикации по поймоведению.

Однако, несмотря на обширность библиографии, в ней пропущен ряд работ, достойных внимания. Следовало бы использовать публикации В. В. Алабышева, П. Н. Овчинникова, Е. С. Степанова (1926), Г. Н. Ануфриева (1928) по пойме р. Волхов; В. Ф. Корякиной (1951) — по северодвинским лугам; Г. И. Козловой (1963, 1967, 1976) — по рекам Архангельской и Вологодской областей (реки Юг, Вычегда); Ф. И. Прижукова (1964) — по р. Луге.

В целом рассмотренная книга заслуживает самой высокой оценки и несомненно будет хорошим справочным пособием для луговедов и луговодов, занимающихся изучением природных условий развития луговой растительности, луговых комплексов, их улучшением и рациональным использованием.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 VI 1979.

УДК 019.941.002.01 : 502.7

Н. Ф. Реймерс, Ф. Р. Штильмарк. Особо охраняемые природные территории. М., «Мысль», 1978, 295 с., Ц. 1 р. 30 к. Тираж 14 000

S. M. STOIKO, P. T. YATZENKO. *N. F. REIMERS, F. R. SCHTILMARK.* PARTICULARLY PROTECTED NATURAL TERRITORIES. 1978

Рецензируемая книга Н. Ф. Реймерса и Ф. Р. Штильмарка весьма актуальна, ибо авторы, рассматривая историю заповедного дела в СССР и анализируя ход развития природоохранной мысли, намечают возмож-

ные пути решения новых природоохранных проблем, освещают роль и задачи создаваемой сети охраняемых природных территорий с целью поддержания системно-экологического равновесия.

Тематика монографии обширна. Она охватывает описание охраняемых территорий всех природных зон СССР и является как бы итогом огромной работы, проделанной в области заповедного дела в нашей стране на сегодняшний день. Монография представляет особый интерес для советских и зарубежных ботаников, ибо как в нашей стране, так и за рубежом, значительная часть охраняемых территориальных комплексов включает уникальные ботанические объекты.

Обобщение в книге большого материала позволило авторам разработать свою оригинальную классификационную схему подразделений особо охраняемых природных территорий, построить своеобразные графические модели, отражающие фазы относительного равновесного состояния природных систем и оптимального управления экологическим равновесием в природных экосистемах.

В первой части книги, посвященной развитию системы природных охраняемых территорий в России и в СССР, собран воедино материал о последовательности создания заповедников, национальных парков, заказников и других категорий природно-заповедного фонда. Он представляет большую ценность для специалистов, занимающихся вопросами охраны природы путем заповедания.

Разработке теоретических основ создания сети природных охраняемых территорий, назначению и положению последних в системе охраны естественных ресурсов посвящена вторая часть книги. На основании всестороннего анализа взаимоотношений человека и природы разбирается понятие экологического равновесия, причем авторы различают три его смысловых оттенка.

а) Природные ресурсы соответствуют степени развития производительных сил и форм производства, а «давление» общества на природу не превосходит ее компенсационных возможностей. При чрезмерном усилении влияния человека на природу возникает необходимость сохранения естественных ресурсов.

б) Если естественные восстановительные процессы не совпадают по скорости и интенсивности с антропогенными нарушениями, экологическое равновесие смещается. Частичный возврат к прежнему состоянию достигается с помощью отдельных природоохранительных мероприятий.

в) Два первых понятия базируются на определенном соотношении природы и хозяйства. Вместе с тем они опираются на чисто природное равновесие, существовавшее, по словам Ж. Дорста, еще до появления человека; это и составляет третий смысловой оттенок понятия экологического баланса, который может быть назван экологическим равновесием в узком смысле слова.

Рассматриваются также четыре основных фактора природного равновесия: а) сохранение некоторого гарантированного минимума элементов в экологической системе; б) оптимальное соотношение экологических компонентов; в) недопустимость потери разнообразия биоценозов, как элементов в крупных системах природы; г) сохранение баланса между интенсивно и экстенсивно эксплуатируемыми участками, особенно между сильно преобразованной и естественной средой. Авторы совершенно правильно констатируют, что чем более сохранена природная среда, тем устойчивее система природы. Выделяется также «целесообразное» экологическое равновесие, которое, как правило, бывает природно-антропогенным и резко отличается от чисто природного идеального баланса — состояния, даже теоретически недостижимого в условиях существования человечества (с. 113).

Должное внимание уделено в книге проблеме обеспечения населения рекреационными ресурсами, потребность в которых увеличивается по мере роста промышленных и урбанизированных агломераций и числа населения. Отмечается, что если абсолютное заповедание нерационально,

то организация крупных национальных парков с хорошо охраняемыми резерватами целесообразна, причем указывается двойственность их целей и функций. Эта категория охраняемых территорий позволяет использовать естественные ресурсы опосредованно, путем рекреации.

Отрадно отметить тщательный анализ специальной литературы и состояния природоохранного дела как в целом по СССР, так и по отдельным республикам. Авторы показали дальнейшее логическое развитие существующих классификаций государственного природно-заповедного фонда, разработанных С. М. Стойко (1972), В. А. Борисовым (1973) и другими, учтя неизбежные в предложенных классификациях недостатки и просчеты. Руководствуясь положениями экологической охраны уникальных природных комплексов, следует согласиться с выводами авторов, что наивысшим звеном классификации природных охраняемых территорий и наивысшей формой охраны природы необходимо считать категорию «заповедники», а не «национальные парки». Это положение особенно важно для нашей страны. Ведь заповедники в отличие от национальных парков выполняют не только функцию сохранения генофонда растительного и животного мира, но также являются специализированными научными учреждениями, ведущими стационарные исследования и наблюдения за природными процессами и явлениями. Именно в заповедниках начаты работы по экологическому мониторингу, дальнейшее развитие которого осуществляется в глобальном масштабе на базе организуемой сейчас международной сети биосферных заповедников.

По-новому рассматривается авторами и эколого-географический подход к организации системы природных охраняемых территорий. В отличие от существовавшего ранее принципа «каждому типичному подразделению природы — свой заповедник» авторы предполагают, что каждый регион должен обладать системой охраняемых природных территорий, обеспечивающих целесообразное естественное равновесие, причем в составе сохраняемых объектов должен быть абсолютно заповедный участок.

В рецензируемой работе система определяемых природных территорий рассматривается не с позиций музейно-эталонной концепции, а как возможный способ природоохранной регуляции, управления экологическим равновесием. По мнению авторов, заповедники являются не эталонами умирающего, а образцами восстанавливаемого.

Развивая эту концепцию, уместно отметить, что заповедные территории представляют собой своеобразную экологическую модель для ведения лесного, водного и других типов хозяйства на природной основе, они являются эталонами для реконструкции нарушенных антропогенным влиянием ландшафтов и их пространственного устройства.

Н. Ф. Реймерс и Ф. Р. Штильмарк рассматривают выделение территории в ранг охраняемой не как изъятие ее из хозяйственного оборота, а напротив, как вовлечение в него «с особо высокой эффективностью, сначала чисто социальной, а затем. . . социально-экономической» (с. 196).

Третья часть книги посвящена перспективам создания системы природных охраняемых территорий, прогнозу ее развития и усовершенствования как в мировом масштабе, так и для СССР. Приведены основные принципы создания системы природных охраняемых территорий в СССР, отмечается необходимость тщательного предварительного экспедиционного обследования последних, доказывается потребность расширения существующей ныне сети государственного природно-заповедного фонда. Эта сеть пока очень несовершенна, особенно для таежной зоны, где почти совсем нет заповедников.

Наравне с отмеченными достоинствами работы в ней содержатся некоторые недоработки и дискуссионные положения. Так, например, авторы считают, что заповедные объекты при достижении соответствующих оптимальных размеров способны поддерживать экологическое равновесие ландшафтов. Поскольку сеть государственного природно-заповедного фонда (ГПЗФ) и в ближайшее время не достигнет достаточных размеров, его экосферное влияние будет ограниченным. Поэтому такое равновесие,

наравне с системой ГПЗФ, может обеспечить лишь экологически обоснованное рациональное природопользование во всех отраслях народного хозяйства.

В приводимой классификации заповедных объектов не совсем ясно, почему национальные парки оказались рангом ниже природных парков, имеющих только рекреационное значение. В главе 5 (ч. III), касаясь оптимальных размеров природных охраняемых территорий, авторы определяют размеры для участков тундровой, таежной, пустынной зон, не подтверждая специальными исследованиями свои предложения. Нам кажется, что такие исследования в будущем позволят с большой научной аргументацией определить оптимальные размеры заповедных территорий, выделяемых в различных природно-географических зонах. Заслуживающие внимания предложения авторов о расширении сети природных охраняемых территорий должны быть уточнены, детализированы и усовершенствованы в региональном аспекте.

Оценивая книгу в целом, можем отметить, что она является весомым вкладом в литературу по вопросам охраны природы и несомненно сыграет большую роль в дальнейшем развитии природоохранного дела. Работа написана на высоком методическом уровне, в ней отражается своеобразный оригинальный подход к постановке и решению вопросов охраны природы, излагаются новые концепции создания сети природных охраняемых территорий, оценивается ее роль в поддержании экологического равновесия.

С. М. Стойко, П. Т. Ященко.

Львовское отделение
Института ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Получено 22 V 1979.

ХРОНИКА

УДК 002.704.3 (063) : 502.7 (571.1/.5)

СОВЕЩАНИЕ ПО АКТУАЛЬНЫМ ВОПРОСАМ ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА СИБИРИ
(Новосибирск, 4—5 мая 1979)

L. I. MALYSHEV. CONFERENCE ON THE URGENT PROBLEMS IN PROTECTION OF THE SIBERIAN PLANT WORLD (NOVOSIBIRSK, MAY 4—5, 1979)

Совещание состоялось в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) Сибирского отделения АН СССР. Оно было организовано как расширенная сессия научного координационного Совета по проблемам ботаники Сибири. В совещании приняли участие 90 ботаников, представляющих 14 учреждений различной ведомственной принадлежности (институты Сибирского отделения АН СССР, университеты, педагогические и сельскохозяйственные институты, государственные заповедники) — из Омска, Новосибирска, Томска, Кемерова, Барнаула, Новокузнецка, Красноярска и Иркутска, пос. Танхой Бурятской АССР (Байкальский заповедник), пос. Яйлю Горно-Алтайской автономной области (Алтайский заповедник), Хабаровска и Ивано-Франковска, а также из Улан-Батора (МНР).

Во вступительной речи председатель совета, директор ЦСБС **Л. И. Малышев** рассказал о задачах сибирских ботаников по выполнению постановления Центрального Комитета КПСС и Совета Министров СССР от 1 декабря 1978 г. о дополнительных мерах по усилению охраны природы и улучшению использования природных ресурсов. Он осветил значение ботанической науки в выполнении комплексной программы «Сибирь», согласно которой изучение флоры и растительности восточных районов СССР должно быть ориентировано на рациональное использование растительных ресурсов и на решение вопросов охраны растительного мира.

Было заслушано 25 докладов.

К. А. Соболевская в совместном с **Л. И. Малышевым** докладе изложила принципы отбора для охраны редких и исчезающих видов природной флоры Сибири. Она отметила, что в подготовленную коллективом авторов к печати сводку «Редкие и исчезающие растения Сибири» включены 358 видов и одна разновидность высших сосудистых растений, из которых 176 видов подлежат государственной охране, а 182 вида — местной.

Е. И. Короткова посвятила свое выступление вопросу создания банка семян и условиям, обеспечивающим поддержание их всхожести в течение длительного времени, как одной из форм сохранения генофонда флоры Сибири.

А. В. Куминова показала значение данных геоботанического обследования сельских хозяйств (совхозов и колхозов) для рационального использования естественных сенокосов и пастбищ в качестве основы природоохранных мероприятий.

А. А. Горшкова совместно с **М. Г. Шушуевой** на основе личных исследований и учета литературных данных раскрыла закономерности изменения структуры степных биогеоценозов Сибири под влиянием антропогенных факторов. Впервые выявлена динамика флоры почвенных водорослей в связи с пастбищной дигрессией. Обращено внимание на большую стабильность коренных степных сообществ Сибири при антропогенных воздействиях по сравнению со степями Русской равнины.

Ряд исследователей доложили о состоянии флоры и растительности отдельных районов Сибири в связи с хозяйственной деятельностью человека и высказали рекомендации по их охране: **Н. А. Плотников** — об охране редких и исчезающих видов растений Омской обл.; **Э. П. Позднякова** — об антропогенных трансформациях почвенно-растительного покрова Прииртышья в пределах Омской обл.; **Э. Д. Крапивкина** —

об охране неморальных реликтов Кемеровской обл.; **В. П. Паршиков** (совместно с **Т. А. Толочко, С. Т. Ермошиной** и **Н. Ф. Логуа**) — о биохимических основах охраны флоры и растительности зоны Крапивкинского водохранилища в Кузбассе при ее рекреационном освоении; **И. В. Таран** — о рекреационном использовании лесов Западной Сибири; **Г. А. Пешкова**, а также **Г. В. Матяшенко** — об охране эндемичных и реликтовых видов в степной флоре западного побережья оз. Байкал; **М. В. Фролова** — об охране растительного покрова Предбайкалья; **Н. Н. Лащинский** — о сохранении эталонных фитоценозов на Салаирском кряже (черневая пихтовая тайга и первичные высокотравные осиновые леса).

С. В. Гудошников в докладе об охране реликтовых фитоценозов в горах Южной Сибири обратил внимание на необходимость охраны двух видов листостебельных мхов. **Л. С. Миловидова** разработала рекомендации по охране и использованию макромицетов Томской обл.

Растительному покрову заповедников посвятили доклады **Л. В. Марина** (совместно с **Н. И. Золотухиным**) — о флористических исследованиях в Алтайском государственном заповеднике и **Е. Г. Мартусова** — о растительности Байкальского заповедника и перспективах ее изучения. О современном состоянии лесной растительности на заповедном участке в пределах территории ЦСБС доложила **Э. А. Ершова** (совместно с **Ю. М. Маскаевым**). В докладе **Р. Я. Пленник** была показана адаптивность эндемичных видов астрагала и остролодочника Южной Сибири при интродукции. Вопросы формирования экспозиции «Охраняемые растения Сибири» на территории ЦСБС изложила **Г. П. Дюрягина.** Об интересном опыте интродукции неморальных реликтов черневой тайги Кузнецкого Алатау в искусственно создаваемый фитоценоз на территории ЦСБС доложила **Н. П. Лубягина.**

В результате дискуссии по докладам Совет принял следующие решения:

1. Одобрить усилия в области охраны природы:

1) коллектива авторов из различных учреждений по подготовке к печати сводки о нуждающихся в охране растениях Сибири;

2) Омского отделения Всесоюзного ботанического общества (ВБО) и Омского ботанического сада по охране флоры Омской обл. (Н. А. Плотников и др.);

3) Томского отделения ВБО по подготовке к печати материалов о нуждающихся в охране растениях Томской обл. (А. В. Положий и В. П. Амельченко), а также по организации охраняемого участка реликтовой черневой тайги в Таштагольском лесхозе Кемеровской обл. на площади 1000 га (сотрудник кафедры общей биологии Томского педагогического института С. В. Гудошников совместно с Управлением лесного хозяйства Кемеровской обл.) и по другим мероприятиям, включая разработку предложений по охране шляпочных грибов и мхов;

4) Иркутского отделения ВБО по подготовке к печати книги о нуждающихся в охране растениях Иркутской обл., Бурятской АССР и Читинской обл. (Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова).

2. Обратить внимание ботаников Сибири на актуальность популяризации идей охраны природы и вопросов повышения экологической культуры населения, в связи с чем рекомендовать подготовку к печати научно-популярной литературы.

3. В связи с особой важностью своевременной организации охраны генофонда природной флоры Сибири просить РИСО АН СССР ускорить выпуск из печати монографии коллектива авторов «Редкие и исчезающие растения Сибири» (отв. ред. Л. И. Малышев и К. А. Соболевская, 27 уч.-изд. л.).

4. Считать целесообразной организацию в 1981—1990 гг. следующих заповедников:

1) кедровотаежного заповедника в Томской обл.;

2) заповедника «Кузедеевский липовый остров» (Кемеровская обл.);

3) Путоранского горно-субарктического заповедника (Красноярский край);

4) степного заповедника Саксары (Хакасская автономная область);

5) Тофаларского высокогорно-лесного заповедника в Восточном Саяне (Иркутская обл.);

6) Ольхонского таежно-степного заповедника на западном побережье оз. Байкал и островах Малого Моря — Ольхон, Огой и Зумугой (Иркутская обл.);

7) Восточно-Саянского высокогорно-таежного заповедника на хребтах Тункинском и Китойском (Бурятская АССР);

8) Селенгинского степного заповедника (Бурятская АССР);

9) Нерчинско-Заводского степного заповедника (Читинская обл.).

5. Просить Президиум Сибирского отделения АН СССР и Главное управление заповедников и охотничьего хозяйства при Совете Министров РСФСР закрепить научно-методическое руководство над проводимыми в заповедниках Сибири ботаническими исследованиями за научным координационным Советом по проблемам ботаники Сибири.

6. Рекомендовать местным отделениям ВБО разработать предложения об организации ботанических заказников государственного (на уровне РСФСР) или местного значения для рассмотрения областными или краевыми советами депутатов трудящихся или советами министров автономных республик Сибири.

7. Поддержать просьбу руководства Алтайского государственного заповедника о целесообразности восстановления прежней (1932 г.) границы заповедника по левому берегу р. Чулышман, обеспечивающей включение полосы степной растительности по ее правобережью.

8. Поддержать инициативу Барнаульского государственного университета и других учреждений об организации Алтайского национального парка в бассейне р. Чулышман (Горно-Алтайская автономная область) на площади около 500 тыс. га (южнее и западнее Алтайского государственного заповедника).

9. Просить Лабораторию геоботаники ЦСБС подготовить в 1979 г. проект положения об организации резерватов естественной растительности в сельских хозяйствах РСФСР (совхозах и колхозах).

10. При разработке планов научных исследований на 1981—1985 гг. руководствоваться необходимостью тесной увязки изучения флоры и растительности с вопросами рационального использования растительных ресурсов и выработкой рекомендаций по их охране и восстановлению. Предусмотреть в ботанических садах исследования по интродукции дикорастущих пищевых и сырьевых растений (включая лекарственные), чтобы обеспечить в перспективе создание плантаций взамен использования природных популяций и тем самым предотвратить их истощение.

11. Просить Томский государственный университет (Гербарий и Лабораторию флоры и растительных ресурсов) совместно с Лабораторией растительных ресурсов ЦСБС составить координационный план исследования растительных ресурсов Сибири по единой схеме на 1981—1995 гг.

12. Рекомендовать ботаническим учреждениям произвести в течение 15 лет (1981—1995 гг.) монографическое изучение нуждающихся в охране растений природной флоры Сибири с публикацией серии выпусков «Биология нуждающихся в охране растений Сибири».

13. Предусмотреть в планах научных исследований на 1981—1985 гг. составление «Красной книги редких и исчезающих растительных сообществ Сибири»; координацию исследований возложить на ЦСБС (Лаборатория геоботаники и Лаборатория экологии и фитоценологии).

14. Считать целесообразным проведение в октябре 1980 г. в Новосибирске на базе ЦСБС всесоюзного симпозиума по вопросам охраны генофонда природной флоры СССР в соответствии с планом работы секции «Научные основы охраны растительного мира» Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» АН СССР.

15. Очередную сессию Совета по проблемам ботаники Сибири провести в мае 1980 г. в Новосибирске (ЦСБС), посвятить ее обсуждению планов научно-исследовательских работ на 1981—1985 гг., с постановкой научных докладов по исследованию растительного мира Сибири нетрадиционными методами (количественные, кариологические, дистанционной индикации, эколого-физиологические), а также по биомониторингу и автоматизации ботанических исследований.

16. Просить РИСО Сибирского отделения АН СССР опубликовать научные материалы сессии Совета по проблемам ботаники Сибири, состоявшейся 4—5 мая 1979 г., в систематическом сборнике ЦСБС «Охрана растительного мира Сибири».

Л. И. Малышев.

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск.

Получено 18 VI 1979.

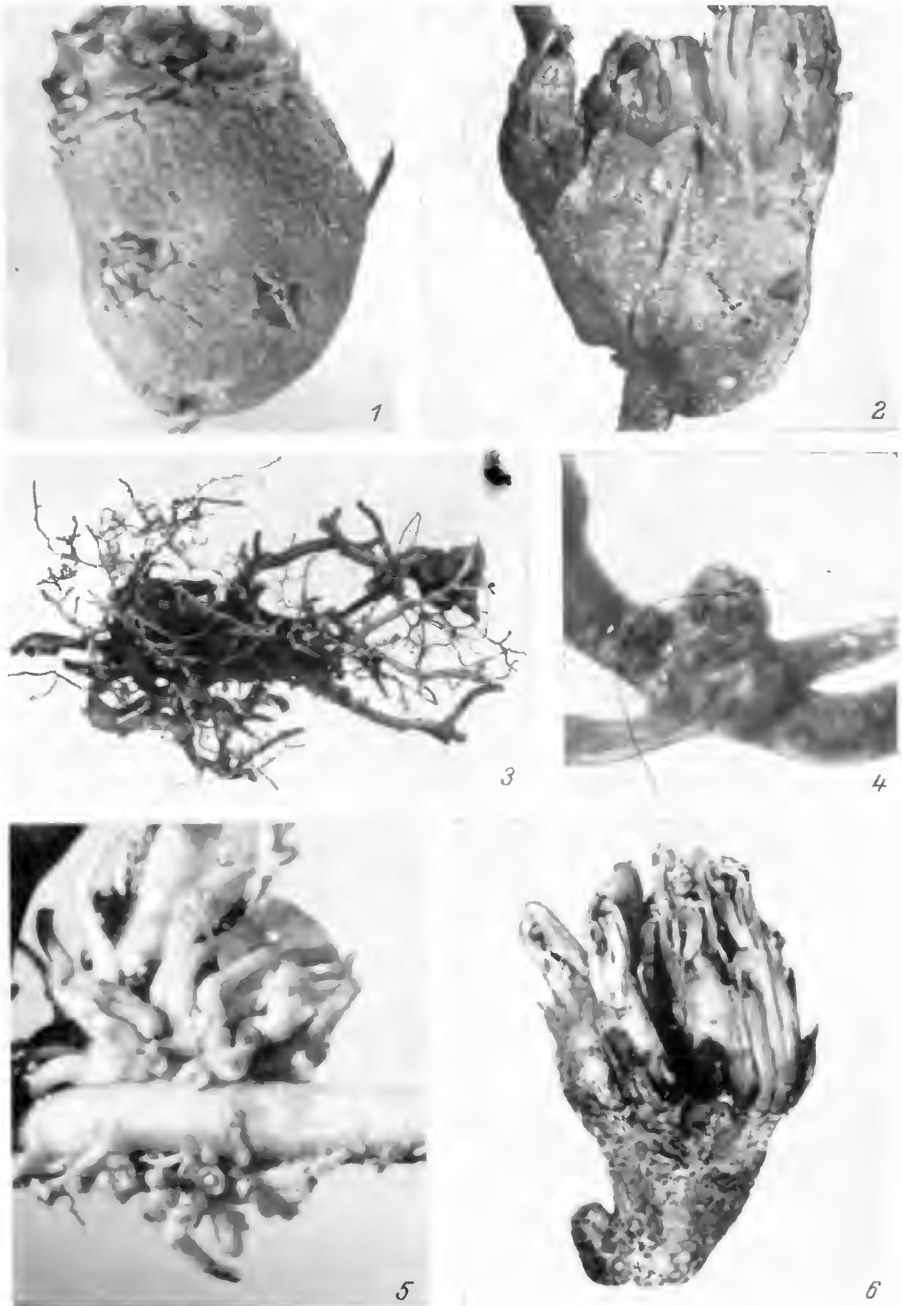
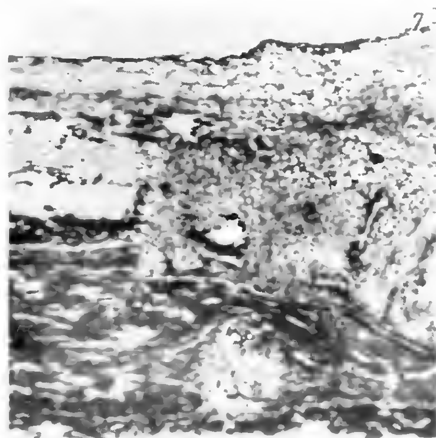
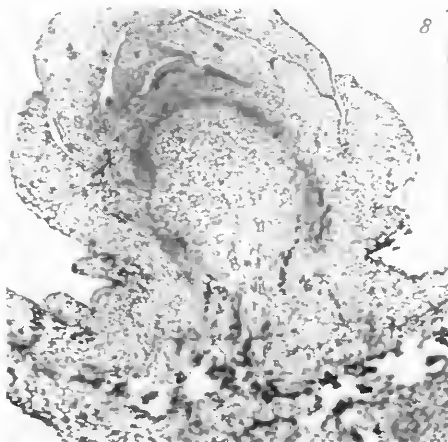


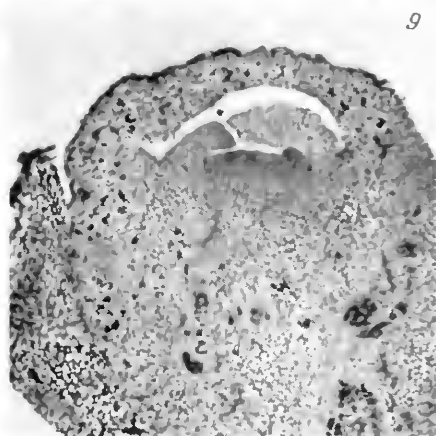
Рис. 4. Особенности развития системы вегетативного возобновления и размножения у некоторых представителей сем. *Orobanchaceae*.

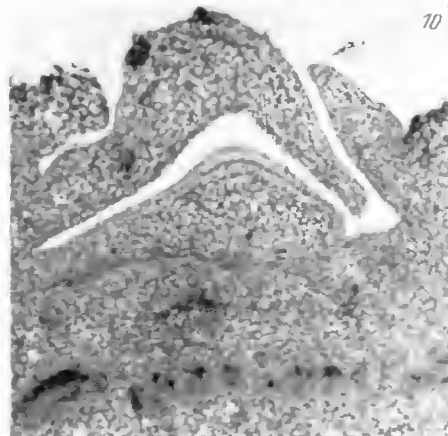
1 — первичный клубенек *Boschniakia rossica*; *2* — первичный клубенек *Orobanche kotschyi* с тремя одновозрастными побегами; *3* — часть системы вторичных гаусториеобразующих органов *Phacellanthus tubiflorus*; *4* — зачаток побега *Ph. tubiflorus*, развивающийся в месте анастомоза вторичных гаусториеобразующих органов; *5* — система вторичных гаусториеобразующих органов в основании первичного клубенька *Orobanche cumana*; *6* — разновозрастные побеги *Mannagettaea hummelii*; *7* — продольный срез места внедрения вторичных гаусториеобразующих органов *Orobanche caesia* в корень растения-хозяина; *8* — продольный срез через зачаток побега *O. caesia*, возникшего из места анастомоза вторичных гаусториеобразующих органов; *9* — продольный срез через первичный клубенек *Diphelypaea coccinea* с эндогенно заложившимся апексом побега; *10* — срез части первичного клубенька *Boschniakia rossica* с эндогенным зачатком апекса побега; *11* — продольный срез места анастомоза вторичных гаусториеобразующих органов *Phacellanthus tubiflorus*; *12* — образование вторичного клубенька и эндогенное формирование апекса побега в тканях вторичного гаусториеобразующего органа *Ph. tubiflorus*.

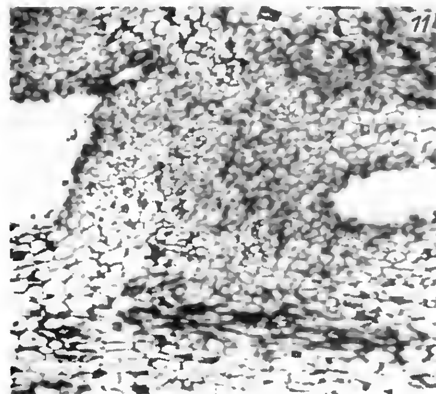
К стр. 621











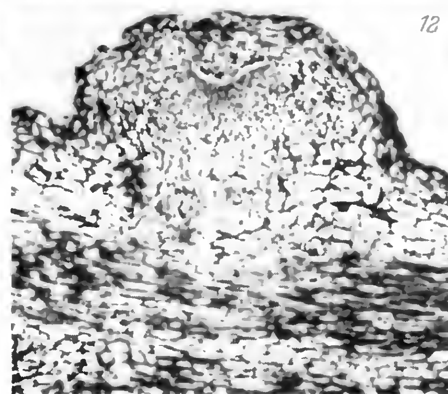


Рис. 4 (*продолжение*).

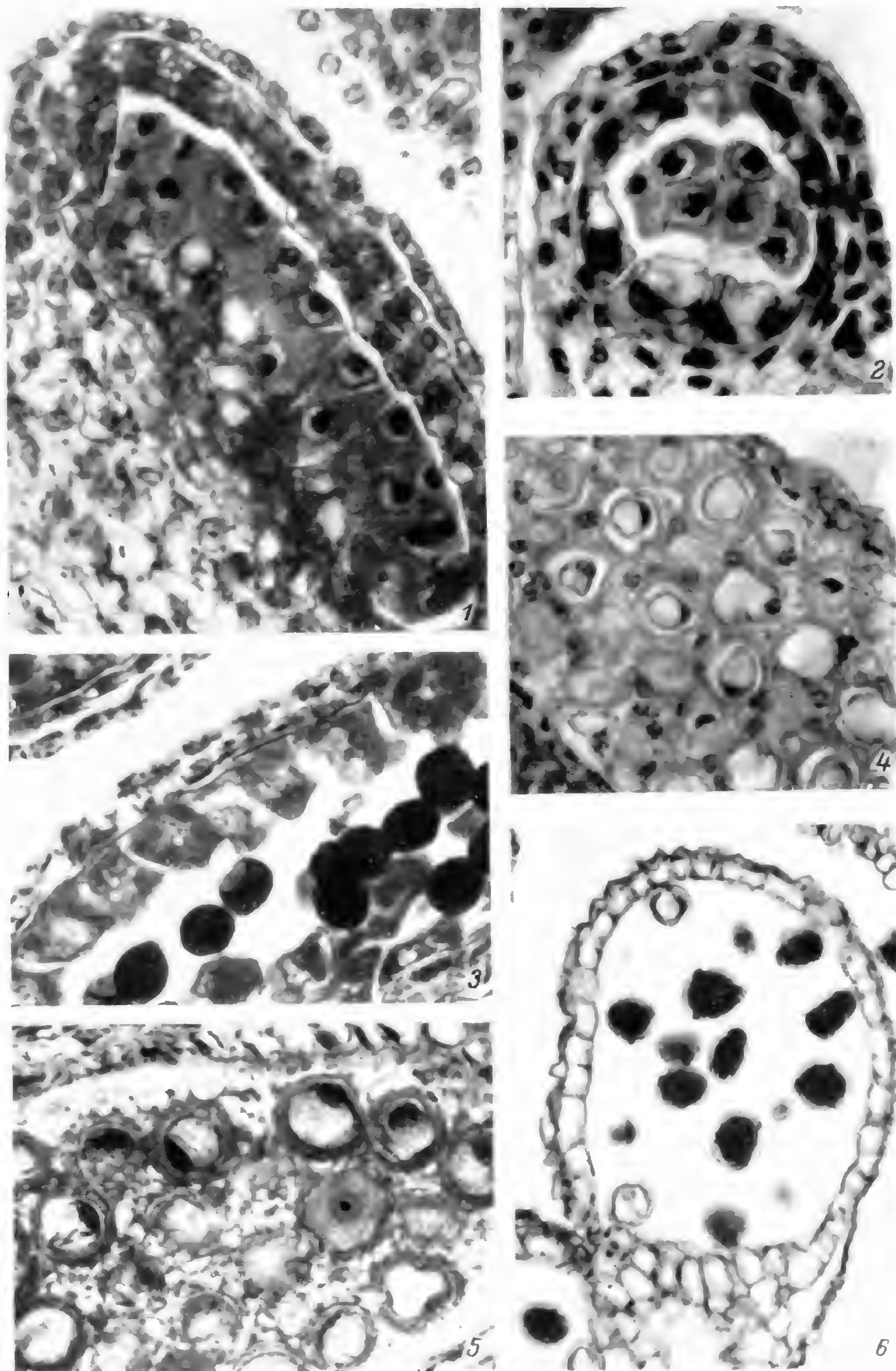
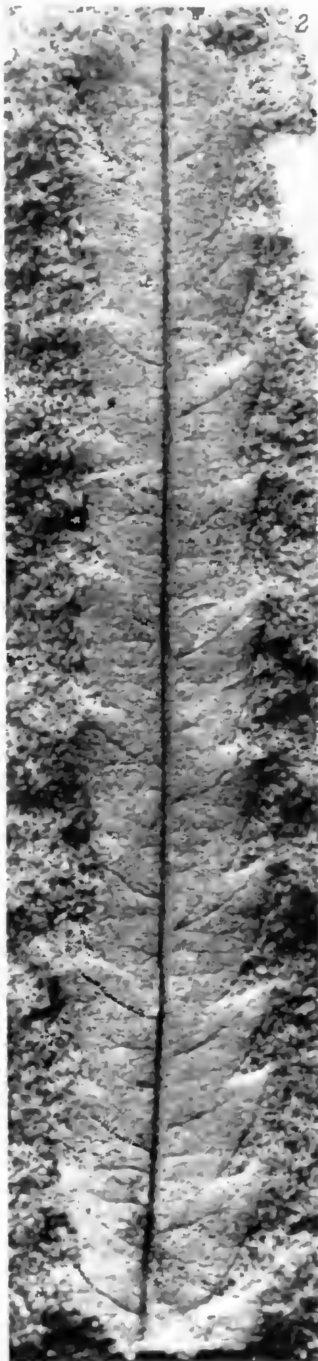
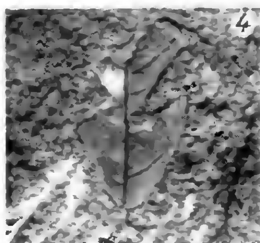


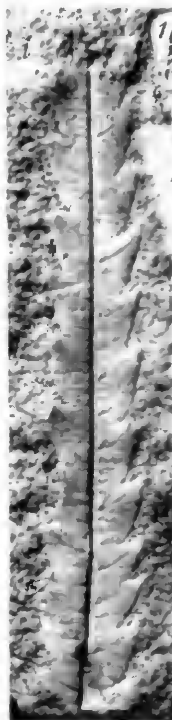
Рис. 2. Отдельные стадии развития пыльника у *Valeriana phu.*

1, 2 — стадия материнских клеток микроспор; *3* — стадия тетрад микроспор; *4* — одноклеточная; *5* — двуклеточная пыльца; *6* — гнездо зрелого пыльника (*2, 6* — поперечные, *1, 3—5* — продольные срезы).











1—4 — Comptonia carakulensis (V. Baran.) Zhil., нижний эоцен, Караколь, Западный Казахстан: *1* — обр. 13, колл. 334, Институт зоологии АН КазССР (Макулбеков, 1977а, табл. 2, фиг. 1, 2; 1977б, табл. 36, фиг. 1, 2, sub nom. *Dryandra karakulensis*), нат. вел.; *2* — то же, ×2 *3* — то же, фрагмент, ~×4; *4* — обр. 105, колл. 334, Институт зоологии АН КазССР (Макулбеков, 1977б, табл. 31, фиг. 6, sub nom. *Comptonia acutiloba*); *5* — *Comptonia peregrina* (L.) Coult., Baltimore Co., Maryland, USA, 31624, DAO (sub nom. *Comptonia peregrina* var. *aspleniifolia* (L.) Fern.), часть гербарного листа, нат. вел.

Vol. LXV *№ 5*

May, 1980

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ